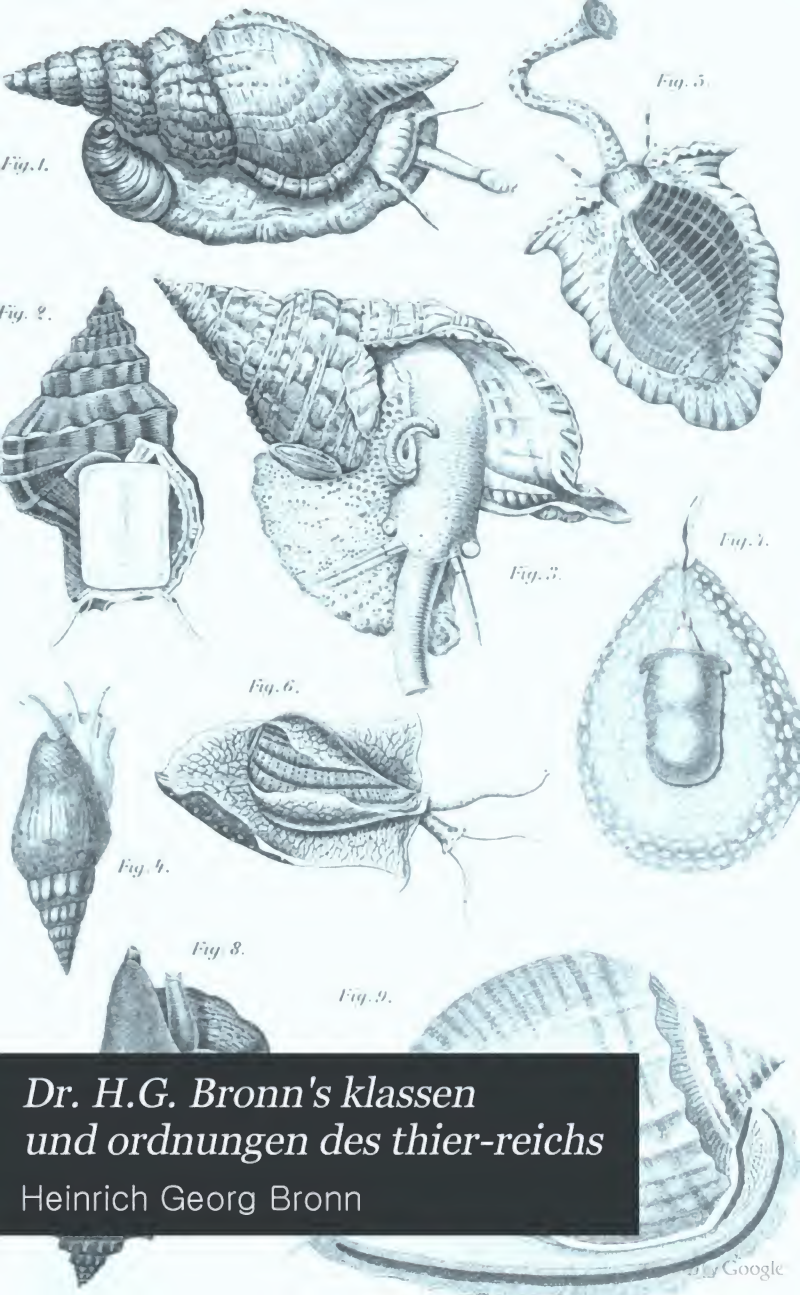


Dr. H.G. Bronn's klassen und ordnungen des thier-reichs

Heinrich Georg Bronn

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA SAN DIEGO
3 1822 00064 2348

Digitized by Google

Digitized by Google

Vol 8

Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

DRITTER BAND. MOLLUSCA.

Von

Dr. H. Simroth,
Professor an der Universität Leipzig.

II. Abteilung:

Gastropoda prosobranchia.

Mit Taf. I—LXIII, 226 Abbildungen und 11 Karten im Text.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1896—1907.

7760

590
B639

Digitized by Google

LIBRARY
SCRIPPS INSTITUTION
OF OCEANOGRAPHY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LA JOLLA, CALIFORNIA

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Seite

Gastropoda 1

Allgemeine Bemerkungen (Asymmetrie. Die symmetrischen Organe. Geographische Verbreitung. Biologische Amplitude. Einheitlichkeit der Klasse) . . . . . 1—13

Versuche, die Asymmetrie zu erklären 14. 689. 840

Definition der Gastropoden. Conchospirale (Normale und abweichende Aufwindung. Linksgewundene, flach aufgewundene Schalen. Alloiostrophie. Heterostrophie. Bedeutung verschiedener Schalenformen. Sekundäre Umbildungen) 34. 189

Zusammensetzung und Entstehung der Schale 42. 231. 1013

Muskulatur. Lokomotion 44. 276. 945. 1023

Einteilung der Gastropoden. Stammbäume . . . . . 50—55

Litteratur . . . . . 56—91. 101—121. 937—944

Dazu vereinzelte Angaben im Text.

Prosobranchia 92

Allgemeines (Äussere, innere Merkmale. Biologisches. Einteilung) . 92—101

A. Morphologie 122

I. Äussere Körperform 122

a. Allgemeine Proportionen 122

b. Form der einzelnen Körperabschnitte 124

1. Kopf 124

α. Schnauze und Rüssel 125

β. Fühler und Augen. Form der Tentakel 130

γ. Epipodiale Bildungen am Kopf 134

2. Fuss 135

Längsteilungen 137

Querteilungen. Mentum 138

Reduktion des Fusses. Fuss der Heteropoden . . . 140. 281

Fussdrüsen. Floss von *Janthina* 142. 258

3. Epipodium (Pseudepipodien. Hautskulptur) 144

4. Mantel 148

α. Mantelrand (Mantelausschnitte und -erweiterungen. Sipho. Nackensiphonen der Paludinen und Ampullarien. Fühlerförmige Anhänge des Mantelrandes. Kranzkieme der Doglossen) . . . . . 149—155. 1022

Digitized by Google

Seite

β. Mantelhöhle (Rhipidoglossen. Kieme. Osphradium. Subpalliales Sinneswerkzeug. Hypobranchialdrüse. Andere Drüsenepithelien. — Docoglossen. Kieme. Osphradium. Subpalliales Sinneswerkzeug. — Monotocardien. Kieme. Epitänie. Osphradium. Abweichende Formen. Hypobranchialdrüse. — Mantelorgane der Landformen) . . . . . 155—176. 604

5. Penis . . . . . 176—182
Änderungen der Körpergestalt bei den Schmarotzern. Scheinmantel 182

6. Schale (Conchospirale. Messung. Unregelmässigkeiten. Alloiostrophie. Linksgewundene und hyperstrophe Schalen. Apex. Heterostrophie) . . . . . 188—199
Das Peristom 199

α. Der Schalenschlitz 200
β. Erweiterung der Mündung 202
γ. Verengerung 204
δ. Unregelmässigkeiten. Adhärierende Schalen 205

Skulptur und Zeichnung der Schale 205. 951
Stammbäume nach Linden 208
Dicke der Schale. Septenbildung. Dekollierung. Schale der Calypträiden und Neritinen. Muskeleindrücke. Sexuelle Differenzen. Teratologisches . . . . . 210—217

7. Operculum. Formen desselben. Seine Zusammensetzung und Bildung. Spiralige Deckel. Deckel mit exzentrischem Nucleus. Deckel mit konzentrischem Nucleus. Deckel von Hipponyx. Missbildungen. Regeneration. Chemische Zusammensetzung 217—232

8. Bau der Schale 232
Chemische Zusammensetzung der Schale 240
Strukturverhältnisse an Jugendschalen 242
Färbung der Schale 248

II. Das Integument . . . . . 249—252

a. Das einfache Epithel (Basalmembran. Wimperung. Becherzellen. Heteropodenhaut. Pigmentepithel. Cuticula) 249
b. Drüsenepithelien 253

1. Mantelepithel. Schalenbildung 253
2. Hypobranchialdrüse 255
3. Drüsen der Körperseiten 258
4. Fussdrüsen 258

α. Die diffuse Sohlendrüse 259
β. Spezialisierte Drüsen (Randdrüse. Sohlendrüse. Floss der Janthiniden. Homologien der Fussdrüse. *Vermetus. Cyclostoma*) . . . . . 260—271

5. Bohrdrüse von *Natica* 271

c. Wasserporen und Wasserspalten 272

III. Muskulatur und Bindegewebe 276

a. Muskulatur 276
1. Hautmuskelschlauch 278
2. Abweichungen des Schalenmuskels 278

Digitized by Google

Seite

3. *Cyclostoma*-Fuss 280
4. Muskulatur der Heteropoden (*Pterotrachea, Carinaria, Atlanta*) 281—286
5. Histologie der Muskeln (Marksubstanz. Rinde. Verschiedene Muskelelemente der Heteropoden. Hämoglobin in Muskelfasern) . . . . . 286—292

b. Bindegewebe (Seine verschiedenen Formen. Glykogengehalt. Entstehung) . . . . . 292—297

IV. Sinneswerkzeuge 298

a. Hautsinnesorgane 299
1. Sinneszelle 299
2. Lokalisierte Sinnesepithelien 300
α. Fühler (Zottenfühler. Docoglossen. *Valvata. Cyclostoma. Janthina. Carinaria*) . . . . . 300—304
β. Die übrigen Kopfteile 304
γ. Fuss. Drüsenstreifen von *Helcion* 304
δ. Epipodium. Epipodialtaster. Seitenorgane der Rhipidoglossen 305
ε. Hautsinnesorgane der Heteropoden 306
ζ. Mantelrand 307
η. Subpalliales Sinnesorgan 309
ϑ. Sinneswerkzeuge der Mantelhöhle (Osphradium von *Cassidaria*, Rhipidoglossen, Docoglossen, Monotocardien. Kieme als Sinnesorgan) . . . . . 309—319

b. Geschmackswerkzeuge . . . . . 320—322. 981
Rüsselspitze der Heteropoden. Diotocardien. Subradularorgan. Geschmacksknospen. Monotocardien 321. 546

c. Ohr (Vorkommen und Funktion. Form und Lage. Bau. Otokonien und Otolith. Heteropoden. Reptantien) . . . . 322—331. 981

d. Auge 331. 991
1. der Reptantien (Cornea. Emplem. Retina. Pigmentbewegung) 336—341
2. der Heteropoden . . . . . 341—351. 437—441
3. Vergleichende Bemerkungen 352
Nachtrag 353

V. Nervensystem 354

a. Morphologie 357
1. Docoglossen. (Acmäiden, Cyclobranchien) 359
2. Rhipidoglossen 363
Orthoneuroide (Neritiden und Heliciniden) 374
3. Monotocardien 376
α. Architänioglossen (Cyclophoriden. Paludiniden. Cyräiden) 377
β. Brevikommissurate Neotänioglossen (dazu unsichere) . . 384
γ. Longikommissurate Neotänioglossen 402
δ. Heteropoden 407
Stenoglossen. Rhachiglossen 412
Toxoglossen 425

b. Histologie 428
Nachtrag. Heteropodenauge 437

VI. Verdauungswerkzeuge 442. 1025

a. Allgemeines 442
b. Rüsselbildung 445. 976

Digitized by Google

Seite

c. Mundhöhle und Kiefer (Form. Vorkommen. Bau) 449
d. Pharynx 455
1. Radula (Historisches) 457
Hystrichoglossen 461
Rhipidoglossen 463
Docoglossen 467
Tänioglossen, Ptenoglossen 471
Rhachiglossen 475. 546
Toxoglossen 477
2. Radulascheide und -bildung 481
3. Stützapparat und Muskulatur 483
Fressakt 490
4. Bukkaltaschen 491
α. Bukkaldrüsen und Speicheldrüsen. Histologie 491
β. Sekundäre Speicheldrüsen 498
Saures Speichelsekret 500. 547
e. Der eigentliche Traktus 502
1. Vorderdarm 503
2. Magen und Leber 517
3. Bau der Leber 530. 547
4. Dünndarm und Enddarm 533
Analdrüse (Hystrichoglossendarm) 535. 548
Kristallstiel 537. 548
Ernährung 539. 548. 715. 976
Nachträge zu den Verdauungsorganen 546

VII. Urogenitalapparat 548
Wasseraufnahme. Cölom 549. 687. 1032
a. Nephridien 550. 1027
Docoglossen 550
Rhipidoglossen 554. 604
Monotocardien. Übersicht 561
Nephridialdrüse. Einzelbeschreibungen 563
Stenoglossen 569
α. Meronephridier 570
β. Pyknonephridier 571
Abweichende Formen. Mit Ureter 572
Ohne Blut- und Nephridialdrüse 575
Konkrementendrüse von *Cyclostoma* 576
Niere von *Ampullaria* 578
Schmarotzer 579. 627. 1032
b. Herz, Perikard, Perikardialdrüse 579. 1027
Rhipidoglossen 581
Docoglossen 583
Monotocardien 585
Bedeutung der verschiedenen Exkretionsorgane . . 587. 605. 968 ff.
Blutbildende Organe 588
Homologie der Nephridien 589
c. Kreislauforgane 591
Bau der Kieme 594
Kreislauf 597
Besonderheiten der Docoglossen 598

Digitized by Google

Seite

Gefässe des Fusses und der Nephridien 600
Vergleich mit den Polyplacophoren 601
Blut. Nachträge 604
Speicherniere von *Carinaria* 605
d. Genitalorgane 605. 989. 1030
Docoglossen. Rhipidoglossen 607
Nidamentaldrüse der Trochiden 609
Neritiden 610
Monotocardien 614
Zwitterformen (Lamellariiden. *Valvata*. Docoglossen. Rhipidoglossen. Schmarotzer) 624. 657
Sekundäre Geschlechtscharaktere. Begattung 628
Eier. Brutpflege. Laich. Befruchtung 631. 989
Einzelne Eier und Gallertlaiche 632
Eikapseln. Anzahl der Eier 633. 991
Oogenese. Bedeutung der Eihüllen 639
Spermatozoen. Bildung 641. 647. 1030
Wurmförmige Spermatozoen 643. 1031
Fortpflanzungszeit 651. 657
Phylogenie der Genitalorgane 654

B. Ontogenie 658
Furchung und Keimblätterbildung 661
Formen mit typischer Trochophora. *Patella* und *Trochus* 673
Furchung von *Trochus* 675. 720
„ „ *Crepidula* 677
Organbildung. Apikalorgane. Velum. Blastoporus und Stomodäum. Schalendrüse. Mantel. Fuss. Mesoderm. Cölom. Urniere. Entoderm 680—689. 1018
Torsion 689. 840
Entwicklungsdauer 694
Entwicklung von *Paludina* 695
Metamorphosen 706
Dolium-Larve 708
Triton-Larve 709
Janthinen- und Heteropodenentwicklung 709
Lamellariidenentwicklung 711
Schmarotzerentwicklung 712
Cypräenentwicklung 713
Entwicklungshemmung als Ursache der Artbildung 713
Abnormitäten 714
Ernährung des Embryos 715
Ursache der Differenzierung von Ekto- und Entoderm 719
Verlust larvaler Ektodermteile 720

C. Verbreitung 721
1. Im Raum 721
I. Die marinen Vorderkiemer. Lebensbezirke 725. 820
a. Horizontale Verbreitung im Litoral 726
1. Arktische Provinz 730
2. Boreale Provinz 737
3. Keltische Provinz 738
4. Lusitanische Provinz 740
5. Westafrikanische Provinz 742
6. Südafrikanische Provinz 744

Digitized by Google

Seite

7. Indopazifische Provinz 746
8. Japanische Provinz 748
9. Australisch-neuseeländische Provinz 750
10. Aleütische Provinz 755
11. Kalifornische Provinz 755
12. Panamische Provinz 756
13. Peruanische Provinz 758
14. Transatlantische Provinz 759
15. Karaibische Provinz 759
16. Argentinische Provinz 760
17. Antarktische Provinz 760

Bipolarität 766

b. Vertikale Verbreitung 767
Litoralstufe 769
Tiefsee 773

c. Pelagische Prosobranchen (Janthiniden, Heteropoden, Übergangsformen) 780

II. Landprosobranchen 783. 815
Tänioglossen 785
Rhipidoglossen 795

III. Süsswasserprosobranchen 796
Brackwasserformen 797
Eigentliche Süsswasserfauna 799. 817

IV. Pendulationstheorie 804. 832
Systematische Beziehungen 813. 834

2. Verbreitung in der Zeit 830
Systematisches 834
Docoglossen 835
Sinuaten 838
Bellerophontiden s. Prorhipidoglossen 839. 1011
Zygobranchien 849
Trochomorphe 862
Neritomorphe 870
Ptenoglosse 873
Gymnoglosse 878
Tänioglosse 880
Heteropoden 905
Rhachiglosse 906
Toxoglosse 922
Übersicht 923

D. Biologie 945
Bewegung 945
Schutzmittel. Schützende Absonderungen 949
Schutzfärbung 950
Schale. Homöogenesis 951
Mimicry. Variabilität 956
Autotomie und Regeneration 959
Lebenszähigkeit. Ertragen von Salz 960
Periodizität. Lebensdauer 962
Einfluss der Wärme 964

Digitized by Google

Seite

Ökonomie des Wassers im Körper 965
Pigmente. Purpur. Hyprobranchialdrüse. Exkrete 968
Ernährung 976
Rüsselbildung und -anatomie 976
Sinneswerkzeuge 981
Phosphoreszenz 983
Verhältnis zu anderen Tieren. Kommensalismus 983
Parasiten 985
Mimicry nach Prosobranchen 989
Fortpflanzung 989
Ökonomische Verwendung 993
Im Altertum 994
In der Mythologie 995
Als Geld 999
Andere Verwendungen 1008

E. System 1011
Prorhipidoglossen s. Bellerophontiden 1011
Atemwerkzeuge 1011
Taxonomischer Wert der Schale (Phylogenie der Schale) 1013
„ „ des Operkulums 1021
„ „ des Mantelrandes 1022
„ „ der Muskulatur 1023
„ „ der Verdauungswerkzeuge. 1025
„ „ des Herzens und der Nephridien 1027
„ „ der Sinneswerkzeuge 1029
„ „ der Genitalorgane 1030
Das Cölom 1032
Die Schmarotzer 1032
Einzelne charakteristische Familien 1033
Andeutungen zum System 1038
Systematische Aufzählung 1038
System nach P. Fischer 1052

Digitized by Google

Digitized by Google

III. Klasse.

Gastropoda, Schnecken.

Asymmetrische Weichthiere, deren Mangel an Symmetrie am meisten durch die einseitige Lage der Geschlechtsöffnung gekennzeichnet wird. Der Schlundring nicht in einer Knorpelkapsel gelegen.

In freilebendem Zustande überall verbreitet, wo thierisches Leben dauernd möglich ist, ausser auf Schnee und Gletschereis; zum Theil schmarotzend an und in Echinodermen.

Name der Klasse.

Nach strenger Priorität sollte man *„Gasteropoda"* schreiben, da Cuvier 1798 diese Bezeichnung zuerst gebrauchte. Indess hat sich bei uns die vielleicht etwas classischere Form *„Gastropoda"* mehr eingebürgert und sie darf beibehalten werden. Auch R. Bergh ist inzwischen von seinen „Gastracopoden" zurückgekommen. Der Name *„Cephalophora"* wird auch nur noch seltener gebraucht und kann fallen, zumal er kaum eine bessere Charakteristik enthält.

Allgemeine Bemerkungen.

a. Schwierigkeiten der Diagnose.

1. Die Asymmetrie.

Die ausserordentliche Magerkeit der Diagnose mag in hohem Maasse überraschen. Aber die Thiere, welche in dieser Klasse zusammengefasst werden, sind so vielgestaltig, dass es nicht gelingen will, positive gemeinsame Kennzeichen herauszufinden. Gleichwohl wird die Zusammengehörigkeit von keiner Seite mehr in Zweifel gezogen. Höchstens könnte man die Auffassung mancher Paläontologien, Lehrbücher und Cataloge noch berücksichtigen, welche die Pteropoden nach alter, Cuvier'scher Weise als besondere Klasse ablösen und ihnen gleich hinter den Cephalopoden eine verhältnissmässig hohe Stellung im System anweisen. Seit

Digitized by Google

den Arbeiten von Boas und Pelseneer findet indess diese Anschauung unter den Malacologen keinen wissenschaftlichen Vertreter mehr und kann als veraltet bei Seite gelassen werden, trotzdem selbst noch Fischer's Manuel 1887 eine solche Auffassung vertritt. Nach einer anderen Seite versteht sich's von selbst, dass die Chitonen oder „Käferschnecken" als *Amphineura polyplacophora* ausgeschieden sind. Auch diese Grenzbestimmung könnte einfach als historisch gelten, wenn nicht neuerdings (1895) Cooke wieder die Amphineuren als erste Ordnung der Gastropoden betrachtete. Die Gründe, warum diese Bilaterien als besondere und ursprünglichste Klasse der Weichthiere genommen wurden, sollen hier nicht wiederholt werden. Es ist um so weniger Veranlassung, von der in Deutschland nunmehr üblichen Eintheilung abzuweichen, als Cooke selbst in seiner vortrefflichen Bearbeitung der Mollusken in „The Cambridge natural history" die Subsumirung der Amphineuren unter die Gastropoden nicht näher begründet.

Die Asymmetrie ist der wesentliche Grundzug im Charakter der Schnecken, ein Merkmal, das sie von allen Mollusken nicht nur, sondern von allen Thieren, zum mindesten von allen Metazoen unterscheidet, mit ganz vereinzelten Ausnahmen (Forminiferen unter den Protozoen, schneckenförmige gewundene Gehäuse von Psychiden und Phryganiden unter den Insekten, Pleuronectiden unter den Fischen u. dergl.). Freilich ist auch die Asymmetrie einigen anderen Weichthieren nicht fremd, sesshaften Muscheln, in höchstem Maasse den Hippuriten, und einigen schraubig oder thurmförmig aufgewundenen Ammoniten (*Turrilites* u. a.). Aber die Asymmetrie hat wohl andere Ursachen oder ergreift andere Theile des Leibes. Die fossilen Ammoniten entziehen sich unserem Urtheil; bei den Muscheln jedoch hat die Ungleichmässigkeit ihren Grund nicht in der Verschiebung innerer Organe, sondern sie ist eine Folge sesshafter Lebensweise, welche das Thier aus der normalen Stellung in eine dauernde Seitenlage bringt, ähnlich wie die Schwierigkeit der Aufrechterhaltung des körperlichen Gleichgewichts die Pleuronectiden. Wenn da bei den Lamellibranchien die eine Schale fortwächst auf der Unterlage und dabei sich mehr aushöhlt, während die obere sich abflacht, so werden doch die inneren Organe von der Verschiedenheit der Schalenklappen nur wenig berührt, und zwar um so weniger, je weiter wir von aussen nach innen fortschreiten. Die Asymmetrie ist also vorwiegend eine äusserliche, sie scheint in keinem Falle so weit zu gehen, dass irgend eins von den paarigen Organen unterdrückt oder von den Antimeren wesentlich verschieden gestaltet würde.

Diese Art von Asymmetrie kommt bei den Gastropoden nicht in Frage. Hier ergreift sie in erster Linie den dorsalwärts ausgestülpten Eingeweidesack, der ursprünglich von der Schale bedeckt ist. Wohl Niemand nimmt an, dass die Spiralwindung des Bruchsackes von dessen äusserer Hülle ausgehe, von der Schale oder der Epithelschicht; zum allermindesten werden, wenn man nicht auf ein einzelnes Organ sich

Digitized by Google

einlässt, Gleichgewichtsmomente betont, welche den ganzen Bruchsack betreffen und von Zweckmässigkeiten bei der Bewegung abhängen. Der Bruchsack wird der Hauptsache nach von der Leber und den ihr eingelagerten Darmtheilen ausgefüllt. Man könnte daher die Asymmetrie des Darmes und der Lebern als Charakteristicum hinstellen, wenn es nicht unzählige normal gebaute Bilaterien gäbe, welche einen unsymmetrisch verlaufenden Darm haben mit ebenso unsymmetrischen Drüsen, alle diejenigen nämlich, bei denen das Darmrohr länger wird als die Strecke zwischen Mund und After, — daher auf dieses Moment zu verzichten ist. Man könnte höchstens aus diesem System die aus der Mittellinie gerückte Lage des Afters beibehalten; aber da giebt es doch wieder eine Anzahl Formen, bei denen der Anus — secundär — wieder mittelständig geworden ist.

So bliebe die spiralige Aufwindung des Eingeweidesackes selbst für die gewöhnliche Anschauung die nächstliegende Eigenheit der Schnecken, eben das Schneckenhaus. Der Verlust desselben bei so vielen Nacktschnecken verbietet es, auch dieses Merkmal in eine allgemeine Diagnose mit aufzunehmen, noch dazu auch bei beschalten das Organ nachträglich wieder symmetrisch werden kann. Der Gedanke liegt nahe, wenigstens ontogenetisch vorzugehen und das schraubig gewundene Gehäuse der Embryonen und Larven heranzuziehen. In der That würde dadurch eine grosse Menge von Nacktschnecken wieder unter die allgemeine Determination einbezogen. Von einigen, wie *Vaginula*, sind wir nicht genügend unterrichtet; eine Gattung, mag sie so aberrant sein wie sie wolle *(Rhodope)*, hat auch in der Entwicklung zu keiner Zeit eine Schalenanlage. Immerhin bilden vielleicht die Embryonalcharaktere noch die besten Handhaben zur systematischen Umgrenzung, worauf ich zurückkomme.

Es bleiben daher die Organe übrig, welche mit der Aufwindung des Eingeweidesackes und des Darmes zugleich verschoben werden, in Abhängigkeit von denselben, d. i. der sogenannte Pallialcomplex, die Athemhöhle mit dem Enddarm, das Herz, die Nieren, die Geschlechtswerkzeuge, die mit den Respirationswerkzeugen zusammenhängenden Geruchsorgane oder Osphradien und, am tiefgreifendsten, der pleuroviscerale Theil des Nervensystems, der zum Mantel und zu den Eingeweiden gehört.

Die Athemhöhle ist auszuschliessen, weil sie (namentlich bei vielen Hinterkiemern) wieder verloren gegangen ist. Auch kann sie eine nach vorn nahezu symmetrische Lage einnehmen.

Das Herz ist in den meisten Fällen insofern unsymmetrisch, als zu der Kammer nur eine Vorkammer gehört, welche nicht als ein medianes, sondern als laterales Gebilde aufgefasst werden muss. Doch giebt es ja noch Formen, namentlich von ursprünglichem Habitus, welche rechts und links eine Vorkammer haben, die Diotocardien und andere, bei denen bis jetzt noch kein Herz nachgewiesen werden konnte *(Rhodope, Entocolax)*.

Die Nephridien, durch den Renopericardialgang oder die Nieren-

Digitized by Google

spritze mit dem Pericard verbunden, verhalten sich ähnlich wie das Herz. In wenigen Fällen bis jetzt noch vermisst, in manchen zu einem System verzweigter Canäle aufgelöst, sind sie nur bei alterthümlichen Formen noch paarig, wenn auch dann kaum noch in einem Beispiele völlig symmetrisch. Immerhin eignen auch sie sich nicht zu einer durchgreifenden Charakterisirung.

Die Osphradien folgen den Athemwerkzeugen; in den meisten Fällen ist nur eins auf der einen Seite vorhanden, in manchen aber zwei und in anderen gar keins.

Ein vortreffliches Merkmal würde die Asymmetrie des Nervensystems bieten, wenn sie durchgängig leicht nachzuweisen wäre und wenn es nicht Formen gäbe, bei denen der Nachweis überhaupt fehlgeschlagen ist *(Entocolax)*. Bei dem Gros ist zwar die mit der ursprünglichen Aufwindung des Intestinalsacks und der Mantelorgane verbundene Verschiebung des pleurovisceralen Systems zu einer Achterschlinge (Chiastoneurie) sehr deutlich nachzuweisen. Wenn aber bei höheren Formen eine immer stärkere Concentration des Schlundrings platzgreift, so dass schliesslich eine einzige Hirnmasse über dem Oesophagus liegt, dann ist die Asymmetrie höchstens noch in den peripherischen Verzweigungen nachzuweisen, bisher aber keineswegs überall nachgewiesen. Auch wird es in solchen Fällen, wo der Körper wieder beinahe symmetrisch geworden ist, schwer genug sein, die Ungleichmässigkeit in der Nervenvertheilung noch durchgreifend klarzulegen, abgesehen allein von der Innervirung der Genitalien, weniger der Gonade als des Ausführungsganges. Auf der untersten Stufe, wo noch eine Niere als Geschlechtsweg zu fungiren scheint, wo eine solche Sonderinnervirung sich noch nicht geltend macht, würde die Chiastoneurie in der Visceralcommissur klar hervortreten. Man könnte also zur Noth zur Charakterisirung das Nervensystem heranziehen, unter der Voraussetzung, dass es auch noch bei einer Form, wie *Entocolax*, in typischer Anordnung aufgefunden wird; dann hätte man darauf hinzuweisen, dass Theile des Nervensystems in irgend einer Weise asymmetrisch gestaltet seien. Da es sich aber bald um die Visceralcommissur, bald um den Ruthennerv handeln würde, so wäre selbst dieses Merkmal ein zum mindesten sehr unbestimmtes.

Somit bleibt einzig und allein an einem Organ die Asymmetrie constant, das ist an den Geschlechtswerkzeugen*); und zwar wird man

*) Hier ist eine einzige gegentheilige Angabe vorhanden von B. Haller. Während allgemein für die Gastropoden nur eine einzige unpaare Gonade angegeben wird, beschreibt Haller von *Cemoria (Puncturella)* zwei (Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier). Sie sind einander gleich, beziehungsweise symmetrisch und münden durch ebenso symmetrische Nieren nach aussen. Der Autor befindet sich aber im Gegensatz zu einer früheren Angabe von Erlanger's, welche er corrigiren will, und Thiele betont (Zur Phylogenie der Gastropoden), dass die Angabe keineswegs mit seinen Untersuchungen an der nächstverwandten *Emarginula* stimmt, bei der die linke Niere äusserst klein und rudimentär, die rechte dagegen ungemein ausgedehnt ist. Dazu kommt eine andere Schwierigkeit; die beiden Gonaden sollen nach den Abbildungen einen continuirlichen Halb-

Digitized by Google

da wiederum bloss den einzigen Punkt betonen dürfen, nämlich die einseitige Lage der Geschlechtsöffnung. Die Gonade wird wahrscheinlich als unpaares medianes Organ zu betrachten sein*). Ihre Entleerung erfolgt anfangs noch nicht durch besonders heraus- oder umgebildete Leitungswege, sondern durch die eine Niere, deren Oeffnung also als Genitalporus zu gelten hat. Im weiteren herrscht die grösste Verschiedenheit, denn bald haben wir Diöcie, bald Hermaphroditismus; der letztere betrifft die sämmtlichen Euthyneuren, sporadisch tritt er aber auch bei den Chiastoneuren auf. Die Leitungswege compliciren sich mehr und mehr mit Anhangsdrüsen, Begattungswerkzeugen und Samenblasen. In manchen Fällen wird das Sperma frei entleert, in den meisten findet Copula statt. Meist wird der Laich abgelegt, Viviparität aber fehlt nicht und kommt ohne Regel in verschiedenen Gruppen vor. Die Zwitter differiren wieder insofern, als bald nur ein Genitalporus vorhanden ist, bald die männliche und weibliche Oeffnung von einander wegrücken, bis sie unter Umständen beinahe an die entgegengesetzten Leibespole gelangt sind. Immer aber bleiben sie auf derselben Körperhälfte. Das ist, soviel ich sehe, der einzige Theil, der (unter allen Umständen) bloss asymmetrisch auf einer Seite vorhanden ist, daher er auch allein durchgängig die Asymmetrie, die für die Gastropoden wesentlich ist, repräsentirt, unbedeutend genug und doch grundlegend. Einseitig beschränkte Geschlechtsöffnungen finden sich ausser den Schnecken unter den Weichthieren allein bei den dibranchiaten Cephalopoden, da beim *Nautilus* die Bilateralität mindestens in den Leitungswegen ausgedrückt ist. Es bleibt also bloss übrig, die Schnecken von den zweikiemigen Tintenfischen abzugrenzen, und das geschieht am sichersten wohl durch den Kopfknorpel, der das Hirn umschliesst. Man hätte vielleicht ebenso gut den Trichter nehmen können, dessen morphologischer Werth aber schon wieder zur Discussion Anlass geben möchte, so gut wie alle übrigen Besonderheiten der Tintenfische, die Arme, die Entwicklungshöhe der Augen und Ohren, die scharfe Trennung von Kopf und Rumpf, lauter Dinge, die mir nur eine relative oder selbst zweifelhafte Grenze zu setzen schienen.

2. Die symmetrisch angelegten Organe.

Für die freilebenden normalen Formen bietet die Ausstattung des vorderen Körperpoles mit wohlentwickelten Sinneswerkzeugen einen trefflichen Unterschied gegenüber den Amphineuren. Wir finden ein,

kreis bilden, der nur in der Mitte durch eine Scheidewand unterbrochen ist, eine Anordnung, die nicht gerade eine Trennung mit Sicherheit zu erkennen leicht machen würde. Wie dem auch sei, mag Haller Recht behalten oder nicht, so steht die Angabe auf jeden Fall durchaus vereinzelt. Wird sie hinfällig, dann ist die obige Auffassung ganz ausnahmslos giltig.

*) Während der Drucklegung ist die Arbeit von Pelseneer erschienen: Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques (Zool. Anzeiger, 30. März 1896). Hierin vertritt er die Ansicht, dass die Gastropoden ursprünglich paarige Gonaden besassen, welche indess frühzeitig zu einem einheitlichen Organ verschmolzen.

Digitized by Google

zwei oder drei Paare von Fühlern, das letztere allerdings mehr unter der Form von Lippenwülsten, ferner ein paar Augen und im Innern ein Paar Otocysten. Gelegentlich werden die Lippenbildungen im Umkreise des Mundes complicirter, es entsteht ein Kranz von Cephaloconen. Selbst Besatz mit Saugnäpfen nach Cephalopodenart ist nicht ausgeschlossen *(Pneumodermon)*. Es kommt eine Art von umgrenztem Kopf zu Stande, welcher die Bezeichnung „Cephalophoren" veranlasst hat. Gelegentlich ist selbst dieser Kopf leidlich durch eine hintere Einschnürung vom Rumpf abgesetzt, nach Art der Tintenfische (bei manchen Pteropoden). So manchfaltig diese Organe entwickelt sein können, so wenig beständig sind sie. Eine Fühlerverschmelzung wie bei manchen Opisthobranchien (Cephalaspideen) lässt zwar noch immer die Fühler erkennen; in anderen Fällen aber sehen wir die Tentakeln ganz schwinden, ebenso die Augen, zuletzt auch die Otocysten, so dass auch diese werthvollen Merkmale nicht zur Diagnose benutzt werden können.

Dem Namen der Klasse entsprechend bildet der Fuss in den allermeisten Fällen eine flache Kriechsohle, die bisweilen zur Saugscheibe wird. Die Verbindung des Fusses mit dem übrigen Körper kann wechseln, so dass die Sohle bald eine einfache Abplattung der Bauchseite darstellt, bald durch verschiedene tiefe Einbuchtungen der Körperwand, besonders vorn, mehr oder weniger abgesetzt wird. Abweichender Gebrauch zum Springen bedingt eine abweichende schlanke, schmale Gestalt (Alaten unter den Vorderkiemern). Gelegentlich wird, durch ungewöhnliche Verlängerung des Körpers beim Schwimmen, eine besonders weitgehende Gliederung erzielt, und da seitliche Flossenbildungen oder aufgelagerte Längsfalten die Contouren auch nach den Seiten erweitern, konnte Huxley die Scheidung in Propodium, Mesopodium, Metapodium und Epipodium vornehmen, wovon wieder die mehr ventral gestellten Seitenanhänge als Paropodien unterschieden werden. Es können schwanzartige Verlängerungen vorkommen, paarig oder unpaar, es kann am Metapodium ein besonderer Lappen sich abschnüren, der das Operculum trägt. Die glatte Sohlenfläche kann der Länge nach durch eine Furche halbiert sein (Cyclostoma u. a.), sie kann durch eine Querfurche in eine vordere und eine hintere Hälfte zerlegt (Pedipes) oder durch viele feine Querrinnen regelmässig uneben geworden sein (Vaginuliden). Sodann giebt es Fälle genug, in denen auch der letzte Rest der Gleitsohle schwindet, ja in denen von einem Fuss überhaupt nicht mehr geredet werden kann, so dass auch dieses Organ seinen Determinationswerth verliert.

Die seitlichen Längsverdickungen des Fusses oder die Epipodien können oft weit hinaufrücken bis zu jener Kreisfalte, welche den Schalencontour umschliesst und als Mantelrand zu bezeichnen ist oder aber als Mantel selbst. Als letzteren nimmt man wohl die schalentragende Fläche selbst; sie hat doch aber erst Anspruch auf den Namen durch die Duplicatur, welche sich mehr oder weniger weit über die benachbarten Körpertheile hinweglegt, es wäre denn, dass man die Fähigkeit der

Digitized by Google

Schale und des untergelagerten Epithels, das ganze Thier aufzunehmen, als Grund gelten lassen wollte, eben diesen Theil des Integuments als Mantel zu bezeichnen. Nicht immer scheint es klar, inwieweit diese verschiedenen Duplicaturen dem Fuss oder dem Bezirke der pleurovisceralen Nerven zugehören, bezw. ob sie epipodialer oder pallialer Natur sind. Namentlich muss sich die Grenze verwischen, wenn die Schale beim erwachsenen Thiere vollkommen geschwunden ist. Dann sind wir oft gezwungen, für Mantel den Ausdruck Notäum oder Notum zu gebrauchen und darunter die verschiedentlich abgegrenzte Rückenfläche zu verstehen (Gymnobranchien, Oncidiiden, Vaginuliden). Ja wenn die Abgrenzung ganz fehlt, dann ist es schwer, überhaupt irgend eine dorsale Fläche genauer und der Natur entsprechend zu bezeichnen; und wir werden schwankend, ob der Ausdruck „Mantelgebräme", mit welchem Bergh die mancherlei Rückenanhänge der Gymnobranchien sehr bezeichnend benennt, wirkliche Berechtigung hat. Derartige Unsicherheit kommt aber in den verschiedensten Ordnungen vor (Titiscania, Gymnobranchien, Vaginuliden, Athoracophoriden); und da bei Schmarotzern noch eine Art Scheinmantel als eine ganz neue Duplicatur sich entwickeln kann, so kann nicht einmal der Begriff des Mantels, der doch mit dem Schneckenhause so innig zusammenhängt, als Kennzeichen Verwendung finden.

Das Operculum oder der Deckel kann ebenso oft fehlen, als vorhanden sein. Wo er vorhanden ist, weiss man nicht einmal, wieweit man ihn als symmetrisches Organ behandeln darf, da er bei weitem in den meisten Fällen an der Asymmetrie des Hauses theilnimmt.

Soweit das Nervensystem nachgewiesen ist, bekundet es den Amphineuren gegenüber insofern einen Fortschritt, als die Ganglienzellen nicht mehr mit den Fasern sich zu Marksträngen gruppiren, sondern zu höherer Concentration in abgerundeten Knoten um den Schlund herum sich sammeln. Nur zur Sohle senden die niederen Formen noch Pedalstränge von dem Bau, wie er den Amphineuren eigen ist. Charakteristisch ist eine jederseits doppelte Verbindung zwischen den oberen Schlund- oder Cerebralganglien und den unteren Pedalganglien. Die vordere stellt die eine directe Communication her, in die hintere ist die Visceralcommissur eingeschaltet, deren verschiedene Schicksale erwähnt wurden. An den Verbindungen entlang aber können sich die Ganglien in der mannichfachsten Weise verschieben, so dass kaum eine einheitliche Norm sich aufstellen lässt*).

Im Allgemeinen liegt unter dem Epithel ein Hautmuskelschlauch von Längs-, Ring- und Schrägfasern, doch so, dass nur in der Minderzahl der Fälle das Schema hervortritt. Die Sohle, die Fühler, die Para- und Epipodien, die Rückenanhänge, der Deckel, der Mantel mit der Schale bedingen Abweichungen, so gut wie die Erweiterung der Haut bei schwimmenden Formen (Heteropoden). Der stärkste Riss kommt in das

*) Cooke spricht in der Eintheilung des Nervensystems überhaupt nur von Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien.

Digitized by Google

Schema hinein durch die Musculatur, welche das Haus mit der Ventralseite fest verbindet, also den sogenannten Spindelmuskel oder Musculus columellaris. Aber nicht nur dass dieser in hohem Maasse nach Form und Stärke und nach dem Grade der Loslösung aus dem allgemeinen Integument differirt, er kann auf der anderen Seite bei Nacktschnecken sich bis zur Unkenntlichkeit in seine einzelnen Componenten für die Sohle, den Kopf, den Pharynx auflösen und schliesslich völlig rudimentär werden und wieder in den allgemeinen Hautmuskelschlauch zurücksinken, und das schon bei Formen, die in Bezug auf ihre systematische Stellung wenigstens der Ordnung und Unterordnung auch noch nicht einmal Schwierigkeiten machen (verschiedene Nacktschnecken).

Der Darm beginnt meist im Grunde einer Vorhöhle. Doch kann der Mund ebenso gut auf der Spitze eines längeren Schnauzenkegels oder Rüssels liegen. Der Pharynx hat gewöhnlich eine Radula, welche auf einer Basalmembran sitzt. Doch kann sie in ganz verschiedenen Gruppen wieder verschwinden. Noch wechselnder ist die Ausbildung anderer Hautgebilde im Umkreise des Mundes, welche man als Kiefer zu bezeichnen pflegt. Während sie häufig genug ganz fehlen, sind sie in anderen Fällen als unpaare oder paarige Stücke von wechselndem Aussehen entwickelt; die höchste Complication erreichen sie wohl in den Hakensäcken der Pteropoden. Ein gemeinsamer Grundzug fehlt.

Weiterhin kann der Darm sich in der allerverschiedensten Weise aufwinden und die manchfachsten, durch inneres Relief, Drüsenbelag und Musculatur gekennzeichneten Erweiterungen bilden: Kropf, Vormagen, Kaumagen, Magen. Wo ein Kaumagen vorhanden ist, sehen wir auch im Innern abgegrenzte Cuticularplatten als Triturationsapparate, die sich den Kieferbildungen an die Seite stellen, so dass nicht einmal von einer Beschränkung dieser Harttheile auf die Mundhöhle die Rede sein kann.

Nicht besser ist es mit der Form und Vertheilung der Speicheldrüsen bestellt, in aller erdenklichen Manchfaltigkeit nach Lage und selbst Function, wenn man die Giftdrüse der Toxoglossen hinzunimmt. Noch stärker wird die Divergenz bei den Mitteldarmdrüsen. In manchen Fällen ist eine vorhanden, in den meisten zwei, bisweilen drei, bis sich endlich bei den Cladohepatikern der Darm mit zahlreichen, von Leberepithel ausgekleideten Schläuchen besetzt und in sie auflöst. Dabei ist in der Selbständigkeit dieser Drüse jede Abstufung ersichtlich, insofern als an dem einen Pole der Entwicklung die Nahrungstheile unmittelbar in die Follikel eindringen und mit den Secretzellen in Berührung kommen, an dem anderen eine complicirte Drüse ihr Abscheidungsproduct durch einen engen Gang in den Darm entleert. Das merkwürdigste Appendix zu diesen Lebern, wenigstens in der Ontogenie aus der Abschnürung der peripherischen Enden entstanden, sind zweifellos die Nesselsäcke der cladohepatischen Gymnobranchien, die in reiner Ausnahmestellung an die Cnidarien erinnern. Von anderen Drüsen wird man noch weniger Uebereinstimmendes angeben können, Rectal-, Anal-, Farb-,

Digitized by Google

Hypobranchial-, Fuss-, Byssus-, Pericardialdrüsen, complicirtere Drüsen in den Fühlern, Drüsen in der Haut, im Mantelrand, bei denen höchstens das als Gemeinsames gelten kann, dass nur selten ein differenzirter Ausführgang vorhanden ist, der nicht in ganzer Länge mit Secretzellen besetzt wäre.

Von wesentlichem Einflusse auf den Reichthum und die Gestaltung der absondernden Organe ist der Aufenthalt, zumal auf dem Lande.

Die Thatsache, dass wahrscheinlich viele Drüsenzellen mesodermalen Ursprungs sind und immerfort aus den subepithelialen Geweben nach der Oberfläche zu sich ergänzen, wie zuerst Leydig gezeigt hat, wird man nach modernen Anschauungen kaum als Sonderheit der Weichthiere betrachten dürfen, wenn sie auch wohl nirgends so prägnant und in solcher Verbreitung zum Ausdruck kommt, als bei den Gastropoden.

Die Hypobranchialdrüse hängt mit dem Vorhandensein einer normalen Kieme zusammen. Die Athemwerkzeuge sind aber alles andere eher als constant und typisch. Eine Lunge freilich erscheint wohl immer als umgewandelte Kiemenhöhle, oder doch als eine Einstülpung, welche ungefähr an deren Stelle gelegen ist, mag sie sich mit ihr morphologisch völlig decken oder nicht. Es kann aber eine derartige Vertiefung überhaupt fehlen, und wenn auch eine Lunge nur als Einstülpung auftreten kann und derartige luftaufnehmende Organe an keiner anderen Körpergegend erzeugt werden, so ist umgekehrt die Bildung von secundären Kiemen bei der Beschränkung der Kiemenhöhle aus irgend einem Grunde, aus Raummangel oder wegen früherer Umbildung zur Lunge, ein oft und auf verschiedener Grundlage wiederholter Vorgang, als Epipodialkiemen, Anhänge des Notäums, Kieme von *Pulmobranchia* und *Planorbis* u. dergl., doch kann auch bei völligem oder partiellem Schlund oder Aussergebrauchsetzung der typischen Respirationsorgane die ganze Haut wieder die Athmung übernehmen, wobei solche Theile, die eigentlich einem andern Zweck dienen, aber durch einen flächenhaften Bau und zartes Epithel eine bequeme Osmose gewährleisten, in stärkerem Maasse herangezogen und durch geeignete Canalisirung mit Bluträumen kiemenhaft ausgebaut werden, Fühler (Limnäen), Mantelanhänge, Parapodien und Epipodien in flossenartiger Entfaltung. Schliesslich kann, wie gesagt, jeder Hautauswuchs wegfallen, und wir haben zunächst keinen Anhaltspunkt mehr, den Ort, wo die Athmung vorwiegend localisirt ist, mit Sicherheit nachzuweisen.

Wenn vom Kreislauf der venöse Antheil im allgemeinen lacunär ist, und nur der arterielle in Gefässen mit eigener Wandung sich vollzieht, so sind doch auch Fälle verschiedener Reductionsgrade vorhanden. Und wenn schliesslich dabei selbst das Herz rudimentär wird und schwindet, so ist mit dem Pericard zugleich die secundäre Leibeshöhle oder das Cölom abhanden gekommen, es wäre denn, dass man die Gonadenhöhle als Rest auffassen wollte; denn andere Abtheilungen eines Cöloms scheinen nicht vorzukommen.

Digitized by Google

In noch höherem Maasse als bei Amphineuren und Scaphopoden pflegt das Blut zu Schwellung und Organverlagerung benutzt zu werden. Das Hervorkommen eines retrahirten Thieres aus der Schale erfolgt durch Blutdruck, ebenso die Ausstülpung des Penis, der Fühler bei Stylommatophoren u. dergl.

Somit erscheint es als ein Ding der Unmöglichkeit, eine Definition der Gastropoden zu geben, welche über die kümmerliche, die ich oben aufstellte, hinausgehen könnte; natürlich ist eine Definition gemeint, welche für alle Glieder der Klasse Gültigkeit haben könnte. Gleichwohl ist es leicht, die Klasse in ihrem Zusammenhange zu erkennen, wenn man phylogenetisch verfährt und von einem gemeinsamen Schema die verschiedenen Formen Glied für Glied abzuleiten sucht. Die sonst allgemein gültige Methode, das Schema aus der Entwicklungsgeschichte zu entnehmen und in der Ontogenie den gemeinsamen Zusammenhang nachzuweisen, hält allerdings hier wiederum nicht völlig Stand, da es, von unbekannten, also nur zu erschliessenden Entwicklungsweisen abgesehen, auch hier Thiere giebt, die sich einer allgemeinen Regel nicht fügen wollen. Die Plasticität des Schneckenkörpers ist also eine ausserordentliche, welche sowohl eine Umbildung in verschiedenen Richtungen, als auch in vielfacher Hinsicht ein Zurücksinken auf alterthümliche Stufen, ja fast auf die Organisation der Vorfahren, d. h. der Platoden, bezw. Turbellarien zulässt. Selbstverständlich werden alle diese Varianten durch die äusseren Lebensbedingungen bestimmt.

b. Geographische Verbreitung. Biologische Amplitude.

Die Schnecken sind über unseren Planeten ausgesäet wie wahrscheinlich keine andere Klasse des Thierreichs überhaupt. Von bewohnbaren Stätten ist eigentlich nur die freie Luft ihnen verwehrt, die aber von keinem thierischen Wesen dauernd besiedelt werden kann. Ueberall bilden sie einen wesentlichen, charakteristischen Bestandtheil der Fauna. Im Meere leben sie in allen Breiten und allen Tiefen, von der obersten Grenze des Gezeitengürtels an bis zu den Abgründen hinunter, so weit überhaupt die moderne Dredge vorgedrungen ist, und bis zum freien Ocean hinaus, wo sie die ganze Zeit des Lebens schwimmend verbringen müssen, von dem Aequator bis zu den Polen, und zwar wiederum überall zugleich litoral, abyssisch und pelagisch. Das süsse Wasser bewohnen sie gleichfalls auf der ganzen Erde, und zwar haben sie gelernt, jeder Geschwindigkeit der Strömung zu trotzen und jede Temperatur, die überhaupt animalisches Leben zulässt, zu ertragen, so dass sie unter mehrjährig continuirlicher Eisdecke ausharren so gut wie in den Thermalquellen, welche die obere Temperaturgrenze für die Organismen darstellen. Vielleicht bildet hier der senkrechte Wassersturz eine Ausnahme, aber wahrscheinlich selbst der nicht. Auf dem Lande stehen ihnen zunächst die feuchten Gebiete offen, in denen sie den grössten Formenreichthum entwickeln. Aber sie dringen nach allen Richtungen weiter, in den Boden,

Digitized by Google

auf die Gebirge, auf die Spitzen der Bäume, vorwiegend im Laub-, doch auch überall im Nadelwald. Sie fehlen keiner Insel, und sie sind die Pioniere, die noch in der kümmerlichsten Wüste ihr Gedeihen finden. Wenn sie in der Wärme ihre grösste Manchfaltigkeit entfalten, so kriechen einzelne selbst auf der winterlichen Schneedecke umher. Ein einziges Areal ist ihnen verschlossen, das noch einigen wenigen Apterygoten offen steht: sie gehen im Norden und auf dem Hochgebirge bis an die Grenze des ewigen Schnees und bis an den Fuss der Gletscher. Nur die Gletscher selbst scheinen sie nicht zu betreten.

Zu dieser ungeheuren Expansionsfähigkeit in chorologischer Hinsicht kommt noch eine biologische: sie stellen eine Anzahl von Schmarotzern, eine unter Weichthieren sehr seltene Lebensweise, die sie nur noch mit einigen Lamellibranchien theilen. Freilich ist der Parasitismus beschränkt genug, und der Kreis der Wirthe ist ebenso eng umgrenzt. Sie gehören sämmtlich den Echinodermen an, woraus von selbst folgt, dass schmarotzende Schnecken nur im Meere vorkommen*). Wahrscheinlich besteht die Wechselbeziehung zwischen beiden Thiergruppen auf einem tieferen Grunde, auf der Erzeugung beider in einem und demselben Gebiete, in der Gezeitenzone des Meeres. Hier entstanden vermuthlich die strahligen Echinodermen unter dem Einfluss sesshafter Lebensweise, welche man für die Entstehung radiärer Formen verantwortlich zu machen pflegt; die Weichthiere aber bildeten sich, indem ihre Vorfahren sich festsaugten, einen Rückenschutz gegen die Brandung und gegen das Austrocknen zur Zeit der Ebbe erwarben, aber die freie Locomotion nicht ganz aufgaben. Die Nachbarn traten in das Wechselverhältniss der Symbiose, des Commensalismus und des Parasitismus ein, und es ist gewiss kein Zufall, dass die ersten Schmarotzer unter den Schnecken bereits in paläozoischer Zeit auftraten an denjenigen Stachelhäutern, die im wahren Sinne des Wortes sessil waren, an Crinoiden. Wie dem auch sei, das Schmarotzerthum der Schnecken durchläuft die verschiedenen Stadien des Ecto- und Entoparasitismus, und es zeitigte die ganzen Consequenzen der retrogressiven Metamorphose, welche wir an den Entoparasiten zu erblicken gewohnt sind. Kein Wunder, dass diese ausserordentliche Vielseitigkeit einen Reichthum der Organisationsverhältnisse schafft, welcher, wie wir gesehen haben, eine durchgreifende Determination der Klasse aufs Aeusserste erschwert und gefährdet.

Man wird allerdings zugeben müssen, dass die enorme Anpassungsfähigkeit der Schnecken an die verschiedensten Bedingungen weniger in der activen Ueberwindung der entgegenstehenden Schwierigkeiten begründet ist, als in dem passiven Schutz, welchen die Schale gewährt. Die schlimmsten Eingriffe werden in der That in mehr latentem Zustande überwunden. Das gilt aber nur für die Gehäuseschnecken, für die es

*) Der Begriff des Parasitismus ist allerdings hier enger gefasst, als es bisweilen geschieht. Cooke z. B. betrachtet auch die in Thierstöcken, wie Schwämmen, Korallen u. dergl. hausenden Formen als Schmarotzer.

Digitized by Google

nicht schwer sein würde, eine breitere Diagnose aufzustellen. Anders aber bei den nackten, auf dem Lande sowohl als in der Tangflora der Litoralzone als auf dem hohen Meere; ebenso bei den Parasiten. Sie zeigen die allerstärksten Abweichungen.

Noch mag hier ein anderer, interessanter Punkt berührt werden. Das Bestreben, vom Meere in das Süsswasser und auf das Land vorzudringen, ist nicht einer besonderen Gruppe eigen, sondern hat sich von jeher in den verschiedensten Gruppen bestätigt, so gut wie es noch gegenwärtig wirksam ist. Aber auch der umgekehrte Zug, vom Land in das Wasser, in das salzige wie süsse, zurück, macht sich an den Vertretern ganz verschiedener Familien geltend; ja bei einzelnen scheint es, als wenn das Auf- und Abschwanken der Neigungen noch weiter ginge, so dass manche Rückwanderer wiederum neue Vorposten auf das Land hinaussenden (Oncidiiden). Solcher Wechsel des Aufenthaltes, der mit entsprechenden Abänderungen der Organisation, namentlich der Athmungswerkzeuge, nothwendigerweise verbunden ist, hat von jeher der Systematik, welche die Ordnungen vorwiegend nach den Respirationsorganen auseinanderhält, Steine in den Weg gelegt; wir werden gelegentlich darauf zurückkommen müssen.

Nach allem diesen ist die biologische Amplitude der Gastropoden vielleicht grösser als bei irgend einer anderen Klasse. Soviel ich sehe, kann man höchstens drei ganz verschiedene Klassen noch heranziehen, die Anneliden, die Arachniden und die Krebse. Die Anneliden aber dürften doch, unter der Form der Lumbriciden, nicht gleich weit in die Wüste vordringen, so wie ihnen die freie Ausbreitung auf der Oberfläche der Pflanzen verwehrt ist; nach der anderen Seite scheint der Parasitismus noch beschränkter zu sein und auf keinen Fall die Morphologie in gleicher Nachhaltigkeit zu beeinflussen. Den Begriff der Arachniden muss man schon sehr weit ausdehnen, mindestens bis zu den Pantopoden, um sie in Parallele zu den Schnecken stellen zu können. Gleichwohl scheint es, als wenn ihnen wenigstens die hohe See verschlossen wäre; sicherlich stehen sie in allen Regionen des Meeres hinter den Schnecken zurück, und auf dem Lande sind sie ihnen kaum überlegen. Die Crustaceen leisten im Parasitismus mehr als die Gastropoden, dafür scheint es, als wenn sie die Wüste doch nur als Wasserthiere hätten betreten können, indem sie die Trockniss unter der Form von Dauereiern überstehen, womit natürlich bloss die Branchiopoden gemeint sein können. Die fabelhafte Formenmannchfaltigkeit der Krebse aber scheint uns wohl bloss deshalb den Schnecken so sehr überlegen, weil es sich um äusserlich reich gegliederte Thiere handelt, deren Differenzen auch dem ungeschulten Auge sogleich auffallen, während die nicht weniger vielseitigen, aber weit feineren Nuancen des ungegliederten Schneckenleibes viel schwieriger aufzusuchen sind.

Man verzeihe die kurze Bezugnahme auf fremde Thierklassen! Sie schien mir nothwendig, um die Stellung der Gastropoden in der Natur genügend zu illustriren.

Digitized by Google

c. Einheitlichkeit der Klasse.

Die vorstehenden Betrachtungen scheinen mir, weil sie die Plasticität der Gastropoden zum Gegenstand haben, ebenso geeignet, auf eine andere Frage Licht zu werfen. Es ist zwar in diesem Werke wiederholt darauf hingewiesen worden, dass der Typus der Mollusken in der neuesten Zeit fast ausnahmslos als ein einheitlicher angesehen wird; es musste aber dabei betont und anerkannt werden, dass die energische, gleichmässige morphologische Durcharbeitung der Weichthiere von Jhering's entgegengesetzter Behauptung ausging (s. o. S. 92 ff.). Das wesentliche an seinem System bleibt die diphyletische Trennung in Platycochliden und Arthrocochliden, oder, wie er später sagt, in *Platymalakia* und *Arthromalakia*. In dieser Fassung gehören zu den Platymalakien die Pteropoden, Pectibranchien und Branchiopneusten sowie die Sacoglossen, Nudibranchien und Nephropneusten, zu den Arthromalakien aber alle übrigen Weichthiere, (Rhodope steht neben den Platymalakien). Man sieht, dass in dieser letzten Gruppirung von Jhering's der Schnitt allein noch durch die Gastropoden hindurchgeht, von denen ein Theil besonderen Ursprungs sein soll. Wie sich weiterhin ergeben wird, ist durch die neuesten Untersuchungen von Pelseneer und Plate die Auffassung unmöglich geworden; aber auch die zurückgewiesene Auffassung beweist doch wieder die colossalen biologischen und morphologischen Divergenzen, welche gerade in unserer Klasse vorkommen und welche allein die Möglichkeit boten, zu der abweichenden Theorie zu gelangen.

Der Beweis der Einheit der Klasse ist auf verschiedene Weise geführt oder angestrebt worden, durch vergleichend-anatomische Untersuchungen auf der einen, durch verknüpfende Speculationen auf der anderen Seite. Die erste Methode schöpfte ihre Argumente theils aus der genaueren vergleichenden Durcharbeitung ganzer Gruppen, wodurch die Pteropoden aufgelöst und in mehreren Colonnen den Opisthobranchien eingefügt werden, theils aus der speciellen Analyse alterthümlicher Formen, welche, hauptsächlich im Nervensystem, directe Beziehungen zu anderen, bis dahin schroff getrennten Ordnungen offenbarten. Der zweite Weg suchte aus dem Vergleich der verschiedenen Gruppen die ursprünglichsten herauszufinden und aus diesen wieder eine ideale Urform zu construiren, die als hypothetischer Vorfahr gedeutet wurde. Wir haben solcher Urformen schon mehrfach gedacht; bei den Schnecken trat noch die besondere Aufgabe dazu, die Asymmetrie, beziehungsweise die Aufwindung des Eingeweidesackes zu erklären. Als Arbeiter in der ersteren Hinsicht sind hauptsächlich Spengel, Bouvier, Pelseneer, Plate zu nennen, in der constructiven Spengel, Bütschli, Lange, Pelseneer, Plate, Buchner. Ich habe mich gleichfalls gelegentlich an der Debatte betheiligt.

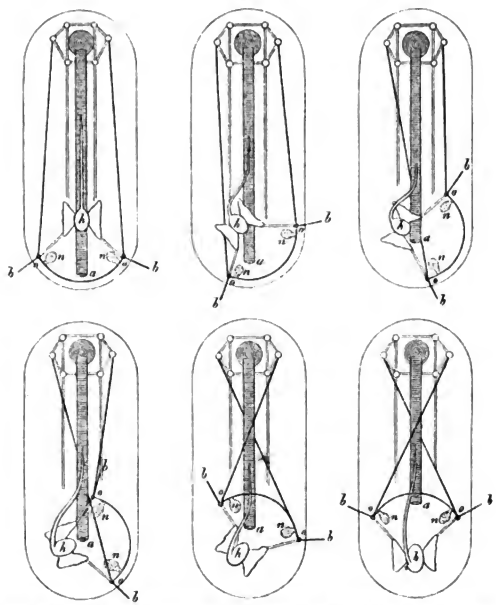
Digitized by Google

Versuche, die Asymmetrie der Gastropoden zu erklären und die Urform abzuleiten.

Jene Auffassung, welche der ältere Carus vertrat, dass die Aufwindung mit der Torsion des Embryos im Ei zusammenhängt, kann, als phantastisch, jetzt nicht mehr aufrecht erhalten werden.

Auch von Jhering's Erklärungsversuch, der jeden ursprünglichen Zusammenhang zwischen Chiastoneurie und Kiemen leugnet, kommt kaum

Fig. 1.



Schematische Zeichnungen, um die Drehung der Pallialorgane zu erläutern, nach Spengel. Die Drehung des Enddarms ist nicht mit ausgedrückt. Oben links ist die ursprünglichste, rechts unten die definitive Lagerung gegeben. *a* After. *b* Kieme. *n* Niere. *o* Osphradium.

noch in Frage. Er gründete sich hauptsächlich auf die von ihm angenommene Thatsache, dass es unter den Prosobranchien auch orthoneure Formen gäbe. Da aber inzwischen, namentlich durch Bouvier, die Orthoneurie nur als eine scheinbare, aus der Kreuzung der Visceralcommissur oder der Chiastoneurie durch secundäre Verbindungen erzeugte nachgewiesen ist, so fallen die daraus hergeleiteten Einwände gegen die folgenden Ausführungen in sich zusammen.

Digitized by Google

Haller geht direct auf die Chitoniden zurück. Die meisten begnügen sich, wie früher gezeigt ist, ein Urmollusk (*Archetypus* Huxley) mit einer flachen Schale zu construiren. Die Wahrheit dürfte in der Mitte liegen. Man wird nicht umhin können, den Deckel, welcher allen alterthümlichen Formen, die nicht deutliche Merkmale der Ablenkung besitzen, eigen ist, zu berücksichtigen, also ein Thier mit zwei Rückenschulpen zu Grunde zu legen, wobei es unentschieden bleiben muss, inwieweit etwa zwei Paare von Kiemen den beiden Schalensegmenten entsprechen*). Da bei den Schnecken solche nirgends vorkommen, hat man darauf verzichtet. Aber es ist doch wohl zu betonen, dass allen den zu erwähnenden Ableitungen dadurch eine Unvollkommenheit anhaftet, welche der hypothetischen Stammform ein Gepräge aufdrückt, als ob sie in Wahrheit schwerlich so, wie sie construirt wird, existirt haben könne, ganz abgesehen davon, dass es sich von Anfang an schwerlich um eine einzige Urform, sondern um eine differenzirte und dadurch lebensfähige Gruppe gehandelt haben wird.

Spengel sucht die ursprüngliche Symmetrie aus den Verhältnissen der einfachen Prosobranchien durch Zurücktreten des Pallialcomplexes zu reconstruiren. In erster Linie ist es der Enddarm, der sich verschoben hat und auf den Rücken gewandert ist. Dabei mag ein Punkt erwähnt werden, welcher verschiedener Auffassung fähig erscheint und noch öfters zur Sprache kommen muss, die Beziehung nämlich der Visceralcommissur zum Enddarm. Das Abdominalganglion und damit der hintere Abschnitt der Commissur liegt unter dem Darm und wird auch von den Nachfolgern durchweg so aufgefasst. Das würde einen principiellen Gegensatz zu den Amphineuren**) setzen, insofern als die hintere Verbindung der Seiten-

*) Lang fasst das Operculum als eine spätere Erwerbung auf, die erst eintrat, als das Gehäuse thurmförmig geworden war (s. u.). Die vielen Deckeln eigenthümliche Windung scheint dagegen zu beweisen, dass sie bereits vor der Erhebung der Schale da waren und schon von der Aufwindung mit betroffen wurden. Man hätte wohl an ein chitonähnliches Thier mit zwei Schulpen zu denken, allerdings hervorgegangen durch Querbruch aus einem einfachen länglichen Schalennapf.

**) Thiele will die *Solenogastres* wieder ganz von den Mollusken abgetrennt und den Würmern zugewiesen wissen, — also eine Annullirung der modernen Anschauungen bis zurück zum Anfange der siebziger Jahre. Seine Gründe ergeben sich aus dem Vergleich der *Solenogastres* mit den ältesten Formen der *Conchifera*. Sie sind zum Unterschiede von diesen gestreckt, im Querschnitt rundlich, ohne Fuss, ohne Mantel und Kalkschale, welche letztere bei den Mollusken aus drei Schichten besteht und eine starke Modification des Hautmuskelschlauches bedingt. Die Unterschiede im Schlundringe bestehen in erster Linie im Fehlen der Visceralcommisur und der unteren Schlundringhälfte, sowie der Mantel-, Fuss- und Epipodialnerven, ebenso fehlen die Augen, Gehörorgane, Kiemensinnesorgane, die zahlreichen Tentakel an Epipodium, Kopf und Mantel, sowie das Subradularorgan. Die Mundöffnung liegt in einer Einsenkung, statt auf einem rüsselartigen Vorsprunge; der Radula fehlt zum mindesten die Basalmembran, ebenso fehlt der zusammenhängende Zungenknorpel sowie der Kiefer. Der ectodermale Schlund ist von subepithelialen Drüsen umgeben, gegenüber den epithelialen Speicheldrüsen der *Conchifera*. Der Mitteldarm ist gerade, ohne Kropf und verzweigte Leber; er mündet sicher in ein Proctodäum, das bei den Mollusken zweifelhaft ist. Dazu bei den letzteren Nephridien, sowie Excretion im

Digitized by Google

stränge über dem Afterdarm liegt. Spengel suchte diese Schwierigkeit dadurch aus dem Wege zu räumen, dass er auch bei den Gastropoden die gleiche Lagerung annahm, aber die Muskeln durch die Verschiebung des Afters auf den Rücken erklärte. In dieser Auffassung sind ihm die späteren Bearbeiter nicht gefolgt, die Visceralcommissur wird von allen als ventral vom Darm liegend angesehen, nur Lankester, der ja kurz nach Spengel schrieb, ging noch von derselben Annahme aus. Eine wesentlich andere Homologisirung allerdings vertritt Thiele (s. u.).

Spengel lässt also den Enddarm sich bei den rechts gewundenen Formen, von welchen, weil sie die grosse Mehrzahl bilden, die Betrachtungen durchweg ausgehen, im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers auf den Rücken wandern nach links, bis schliesslich der After in die Mittellinie nach vorn kommt. Die Reconstruction hat ihn entgegengesetzt im Sinne des Uhrzeigers wieder nach hinten zu verschieben. Gleichzeitig werden aber die Organe, welche um den After liegen, mit gedreht, das Herz mit den beiden Vorkammern, die Nieren, die Ctenidien mit den Osphradien; und damit kommt auch die Visceralcommissur mit den beiden Geruchsganglien, dem Supra- und dem Infraoesophagealganglion, wieder in die normale symmetrische Lage. Dadurch wird die linke Kieme der Zeugobranchien zur ursprünglich rechten und die rechte zur ursprünglich linken; dasselbe gilt für die Nephridien und die Osphradien. Das Herz kommt ebenso in die umgekehrte Lage, das prosobranchiate Thier ist aus einem opisthobranchiaten hervorgegangen (Fig. 1). — —

Ray Lankester's Ableitung von 1883 (Encyclopaedia britannica) macht nur insofern einen geringen Unterschied, als sie auch in der Ab-

Pericard, das Herz mit zwei seitlichen Vorhöfen statt mit einem hinteren, mit vorderer und hinterer Aorta, mit nur einer Art Blutzellen, mit einer Gonade, die durch die Niere entleert wird, ohne Copulationsorgane. Hierbei verzichtet Thiele ausdrücklich auf den Vergleich mit den Chitoniden, weil diese abweichen, indem er die Parallele der Rückenschuppen der *Dondersia*-Larve mit den Placophorenschulpen verwirft. Die Bauchrinne der *Solenogastres* erinnert an die von *Protodrilus* und tubicolen Polychaeten, die Cuticula an die Chaetopoden, der Hautmuskelschlauch an die Nemertinen, die Schlunddrüsen an Anneliden und Turbellarien, die Einmündung des Schlundes an Turbellarien, die Mitteldarmtaschen an Turbellarien, Nemertinen und Anneliden, der Hermaphroditismus an Turbellarien und manche Anneliden, Geschlechtskloake und Spicula an Nematoden, die Mundbewaffnung an manche Anneliden. Es bleibt im Grunde höchstens die Umbildung eines Theiles der Keimdrüsenhöhle zum Pericard als Molluskencharakter übrig. Wenn demnach die Wurmgruppe der *Solenogastres* auch in den Chitoniden unter den Mollusken die nächsten Verwandten hat, so stehen sich beide Gruppen doch etwa noch so weit gegenüber, wie die Anneliden unter den Würmern und die Onychophoren und Myriopoden unter den Arthropoden, gehören also verschiedenen Typen an.

Mir scheint die Frage damit noch nicht endgültig gelöst; die Stelle, wo die Mollusken sich von den Würmern abzweigten, liegt doch wohl auf der Linie zwischen Plattwürmern und Anneliden, oder geht von den ersteren aus in einer wenig divergenten Richtung, unter dem Einfluss der Gezeitenzone. Noch scheint es mir recht wohl möglich, die Eigenheiten der Aplacophoren von denen eines ursprünglichen Polyplacophoren, um nicht zu sagen Proplacophoren, abzuleiten unter Berücksichtigung der Biologie, vor allem des Hinabwanderns in tieferes Wasser, wie ich das früher versucht habe.

Digitized by Google

bildung des Schemas die Drehung des Enddarms, bezw. die Verlagerung des Afters über die rechte Körperseite weg nach vorn mit zum Ausdruck bringt. Die Figur knüpft, schematisch vereinfacht, im Umriss an die Gestalt an, welche Lankester dem Urmollusk vindicirt (s. o. S. 71). Nachher verkümmern die ursprünglich linken, schliesslich rechten Mantelorgane; Geschlechtsproducte werden durch die eine Niere entleert, der Genitalgang ist ein Nephrogonaduct. — —

Bütschli brachte 1886 ein neues ursächliches Moment in die Discussion und führte den Vorgang der Drehung im Einzelnen weiter aus.

Die Urform war symmetrisch, etwas länglich, mit dem durch eine Ringfurche etwas abgesetzten Kriechfuss und der dem Fussrande parallel den Rücken umziehenden Mantelfalte versehen (Fig. 2). Mund (*o*) und After (*a*) liegen an den beiden Körperenden in der Rinne zwischen Fuss und Mantelfalte (Mantelrinne). Der Darm zwischen beiden verläuft gerade. Eine Anschwellung im Beginne des Mitteldarmes ist die Magenerweiterung, mit welcher die Leberdrüsen in Verbindung stehen. Jederseits entspringt in der Mantelrinne, dem After genähert, eine Kieme, deren Bau etwa einer einzelnen Kieme der Chitonen entspricht. Das Herz mit zwei Vorhöfen, die mit den Kiemen in Verbindung stehen, liegt hinten dem Darm auf. Schwierigkeiten macht das Nervensystem. Bestimmt haben wir zwei Centralganglien über und wahrscheinlich zwei Ganglien unter dem Schlund, welche den Pleural- und Pedalganglien der Gastropoden entsprechen; von ihnen gehen nach hinten die symmetrischen Fussstränge aus. Die Seitenstränge oder Kiemeneingeweidestränge der Chitonen mit ihrer hinteren dorsalen Commissur entsprechen nicht ohne Weiteres der Visceralcommissur der Gastropoden, sie sind vielmehr deren Mantelrandnerven gleichzusetzen, und die Visceralcommissur ist etwas Neuerworbenes, was allerdings einen Theil der Elemente jener Lateralstränge in sich aufnimmt, nämlich die Nerven zu den Kiemen, den Nieren, dem Herzen und zu einem Theile des Darmes. Diese Nerven haben sich von den Seitensträngen abgetrennt und sind eine ventrale Verbindung eingegangen, wozu die von Haller an den Chitonen beschriebenen Magennerven*) eine Parallele oder einen Anfang bilden würden. Die Visceralcommissur zieht vom Pleuropedalganglion jederseits nach der Basis der Kiemen und bildet hier je ein Kiemenganglion; der hintere Theil der Commissur verbindet die Kiemenganglien ventral vom Darm und entsendet Nerven zum Herzen, zu den Nieren, zur Genitaldrüse etc., vielleicht schon unter Bildung besonderer Abdominalganglien.

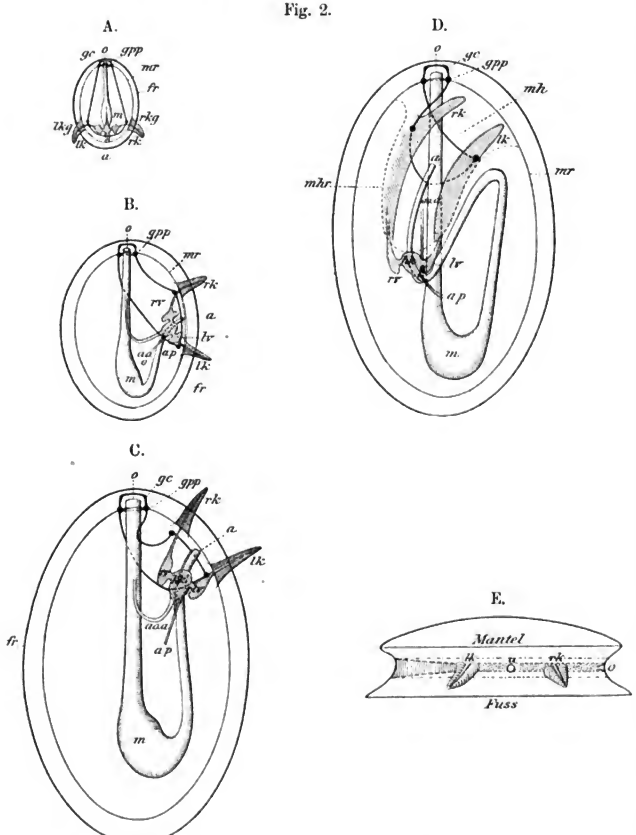
Die Drehung erfolgt nun so, dass bei vortheilhafter Ausbildung einer Schale der After innerhalb der Mantelrinne sich nach rechts und vorn verlagert und die übrigen Mantelorgane folgen, so wie es in der Ontogenie noch stets zu Stande kommt. Die Ursache für diese Afterverschiebung wird in ungleichem Wachsthum der Mantelrinne gesucht. Eine

*) Darauf, dass die von Haller beschriebenen Magennerven der Chitonen neuerdings wieder geleugnet werden, komme ich unten zurück.

Digitized by Google

in der dorsoventralen Richtung schmale Zone der rechten Körperseite zwischen Mund und After, welche die Kieme,

Fig. 2.



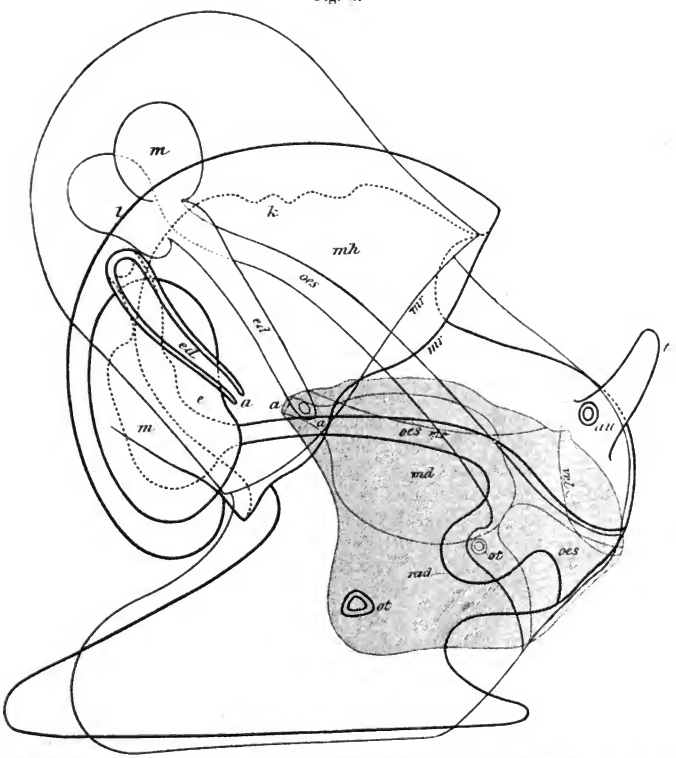
Entstehung der Gastropodenasymmetrie nach Bütschli. A—D. vier Stadien von oben. E. das Stadium B. von rechts. *a* After. *ao.a* Aorta arteria. *a.p* Arteria posterior. *fr* Fussrand. *gc* Cerebralganglien. *gpp* Pleuro-Pedalganglien. *hk* Herzkammer. *lk* linke Kieme. *lkg* linkes Kiemenganglion. *lv* linke Vorkammer. *m* Magen. *mh* Mantelhöhle. *mhr* Contour der Mantelhöhle. *mr* Mantelrinne. *rk* rechte Kieme. *rkg* rechtes Kiemenganglion.

die Nieren- und Geschlechtsöffnung enthält, sistirt ihr Wachsthum, die entsprechende Zone der linken Hälfte dagegen wächst

Digitized by Google

um so stärker (Fig. 2 E). Auf diese Weise muss der After nach rechts und vorn rücken. Die Zone unterdrückten Wachsthums erstreckt sich aber noch etwas über den After auf die linke Körperhälfte hinaus bis zur

Fig. 3.



Drei Embryonalstadien von *Paludina*, nach Bütschli. Das schraffirte Thier ist das jüngste, das schwachcontourirte das mittlere, das starkcontourirte das älteste Stadium (entsprechend die Stärke der Buchstaben). *a* After. *au* Auge. *ed* Enddarm. *k* Kiemenanlage. *l* Leber. *m* Magen und Mitteldarm. *mr* Mantelfalte. *oes* Oesophagus. *ot* Otocyste. *t* Fühler. *vel* Velum.

linken Kieme; wesentlich ist ihre Beschränkung auf die Mantelrinne. Der übrige Körper wächst symmetrisch weiter. Ist dabei die Sagittalaxe etwa zur doppelten Länge angewachsen (B), dann liegt der After etwas vor der rechten Körpermitte, die Pallialorgane gruppiren sich um ihn, der Darm aber beschreibt die für die Gastropoden charakteristische Schlinge,

Digitized by Google

indem sich der Mitteldarm nach rechts und vorn zum After wendet. Die rechte Hälfte der Visceralcommissur ist unverändert, die linke ist etwas ausgewachsen und verläuft unter dem Schlunde ventral nach rechts. Von der Seite gesehen würde diese Form das Aussehen von Fig. 2 E haben.

Dieses Stadium entspricht (von der Verkürzung der Visceralcommissur etc. abgesehen) den Verhältnissen der Tectibranchien, bei denen gewöhnlich sogar die Verschiebung des Afters noch geringer blieb. Die ursprünglich linke Kieme ist bei ihnen, wie bei den anisobranchiaten Vorderkiemern, ausgefallen und mit ihr der Vorhof. Das Herz begiebt sich weiter an die Basis der einen Kieme, es entsteht ein Opisthobranchium.

Wenn bei weiterer Verschiebung nach vorn das Stadium von Fig. 2 C erreicht ist, beginnt, als ein neues Moment, die Entwicklung oder mindestens die energische Vertiefung der Mantelhöhle. Die Partie der Mantelrinne, welche den After, die beiden Kiemen, die Nieren- und Geschlechtsöffnungen enthält, wächst nach hinten und etwas schief nach links ein, zunächst so lange, bis die Kiemen ganz in sie hineingerückt sind. Der After liegt jetzt ziemlich symmetrisch im Hintergrunde der Mantelhöhle, ein beträchtliches Stück tiefer als die Kiemenursprünge. Bei noch weiterer Vertiefung aber bleibt der After unverändert, sie greift ventral unter den Enddarm, der nun an der Decke der Athemhöhle liegt. Das Herz wird mit der Austiefung gleichzeitig nach hinten geschoben, wobei die Kiemen unter Bildung neuer Kiemenblättchen nach hinten lang auswachsen (Fig. 2 D). Nur ihr vorderes freies Ende entspricht jetzt noch der ursprünglichen Federkieme. Parallel mit dieser Vertiefung der Athemhöhle hat sich die Chiastoneurie herausgebildet, indem das rechte Kiemenganglion als Supraoesophagealganglion nach links gewandert ist und umgekehrt. Der Darm hat bei weiterer Verlängerung eine doppelte Schlinge gebildet; das Herz hat sich verschoben; die Aorta cephalica, anfangs dorsal vom Darm, hat eine Schlinge gebildet, so dass sie weiterhin ventral verläuft. Späterhin mag in Folge der Verkümmerung der ursprünglich rechten Kieme der Enddarm mehr nach rechts rücken, so dass die Verhältnisse normaler Prosobranchien entstehen.

Bütschli begründet seine Theorie von der einseitigen Wachsthumshemmung der Mantelrinne auch ontogenetisch, indem er drei verschiedene Embryonalstadien von *Paludina* übereinanderlegt (Fig. 3); das jüngste ist schraffirt, das mittlere durch eine dünne, das älteste durch eine starke Contour gekennzeichnet. Das erste hat noch den After symmetrisch am Ende (*a*), einen noch undifferenzirten Mitteldarm (*md*), die Anlage des Oesophagus und eine eben gebildete Mantelfalte (*mr*), welche der durch den Mittelpunkt des Velarfeldes (*vel*) und den After gezogenen Längsaxe, sowie der späteren Sohlenfläche fast parallel ist. Im zweiten, beträchtlich grösseren Stadium liegt jedoch der After noch in gleicher Entfernung vom Munde. Das von der Mantelfalte umzogene Dorsalfeld ist zu einem grossen Bruchsack geworden; die Mantelfalte (*mr*) selbst hat sich, da der Nacken sich wachsend verlängert, schräg gestellt, unter 45°. Die Sohlenfläche

Digitized by Google

ist annähernd parallel geblieben. Ein langer Vorderdarm und eine Darmschlinge haben sich gebildet, Leber (*l*) und Magen (*m*) sind differenzirt. Das dritte Stadium zeigt die Bildung der Mantelhöhle. Das Thier ist kaum gewachsen. Die Mantelhöhle, von vorn schief eindringend, drängt den Eingeweidesack bruchsackartig nach dem Fusse zu, wobei sich seine Höhe verringert. Ihr schiefes Eindringen verschob zugleich Magen und Leber, Oesophagus und Dünndarm. Der After ist ein wenig nach hinten in die Mantelhöhle gerückt. Die Bruchsackbildung ist vermuthlich der erste Anfang zur Torsion der Schale.

von Erlanger's Untersuchungen der Ontogenie von *Paludina* haben die Ableitung Bütschli's bestätigt.

Diese schraubige Aufwindung des Eingeweidesacks braucht nicht nothwendig mit der Asymmetrie verbunden zu sein. Wo sie aber vorhanden ist, hängt sie lediglich von der ungleichen Wachsthumsintensität des Mantelrandes ab, nicht aber von den Eingeweiden selbst. Das Wachsthum derselben in die Breite, d. h. die Erweiterung der Mündung erfolgt gleichmässig, dasjenige dagegen nach der Spitze zu ungleichmässig. Würde es vorn am stärksten sein und rechts und links gleichmässig abnehmen, so würde eine symmetrische exogastrische Aufrollung resultieren (*Atlanta*, *Planorbis*); zumeist nimmt aber die Intensität links langsamer ab als rechts, woraus eine rechtsgewundene oder leiotrope Schale hervorgeht. — —

Ich selbst habe dann versucht, in Anknüpfung an Bütschli's Ausführungen, für die einseitige Wachsthumshemmung ein ursächliches Moment anzugeben, nämlich die einseitige Entwicklung der Geschlechtswege. Nimmt man an, was den Thatsachen zu entsprechen scheint, dass die Genitalwege durch eine Einstülpung am Mantelrande, bezw. in der Mantelrinne, wo doch auch die Nieren münden, entstehen, dann würde rechts dieser Mantelstelle das Bildungsmaterial für die Genitalwege entzogen werden, während das Gleiche auf der linken Seite lediglich dem Mantel selbst zu gute käme. Die Annahme deckt sich mit der Anatomie insofern, als die einseitige Genitalöffnung in der That von allen asymmetrischen Organen das Constanteste ist, sie widerspricht aber einem anderen Verhalten. Ich hatte angenommen, dass die Einseitigkeit des Genitalporus sich aus der Form des Urmollusks herleite. Die breite Sohle, als Saugscheibe in der Gezeitenzone erworben und zum Kriechen noch wenig geeignet, würde nicht mehr die gleichzeitige Verwendung der beiden vom gemeinsamen Wurmvorfahr ererbten Genitalöffnungen bei der Copula zulassen, da sie jetzt symmetrisch zu einander an den Seiten des Körpers lägen, wie bei *Chiton*. Es würde bloss noch die eine verwendet, die andere aber obliterierte, mit dem zur Aufwindung führenden Effect. Es müsste also dabei vorausgesetzt werden, dass die hypothetischen Urmollusken sich begattet hätten. In der That wird ja solches Verhalten fast zur Gewissheit bei den Aplacophoren, und man kann es wohl bei ihnen als eine von den gemeinsamen Vorfahren der Weichthiere ererbte

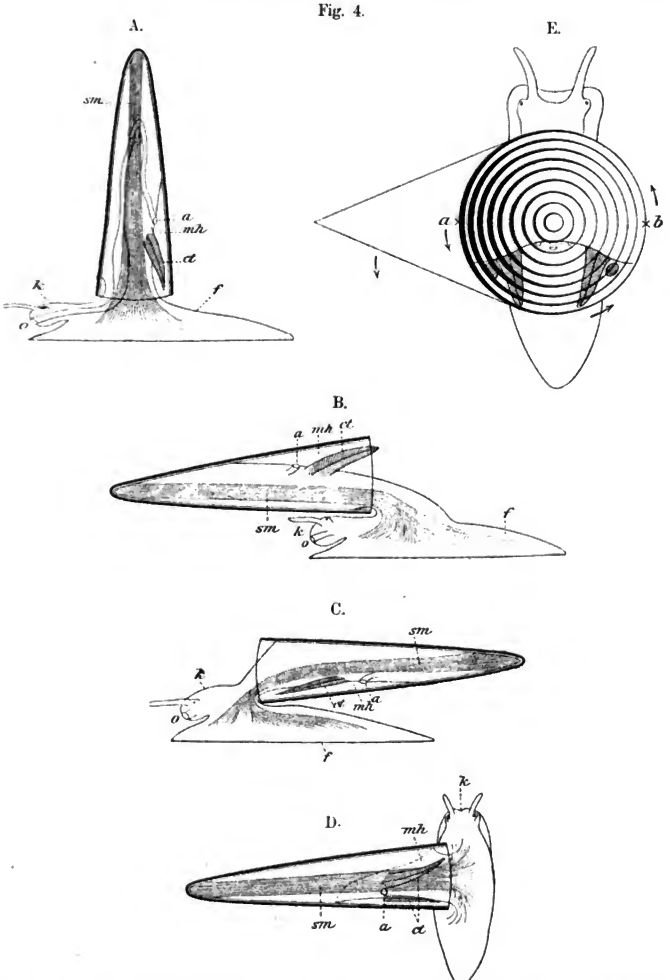
Digitized by Google

Gewohnheit auffassen, die sich erhalten hat infolge der weit nach hinten gerückten Mantelhöhle (Kloake) und der früh eingetretenen Reduction der Sohle. Bei den Chitonen schon fällt die Copula fort, ebenso fehlen den jetzt noch lebenden alterthümlichsten Gastropoden, den Zygobranchien, die Begattungswerkzeuge; die Zeugungsstoffe, zum mindesten die männlichen, werden frei ins Seewasser entleert; und es ist oben bereits erwähnt worden, dass man die eine Niere als das Ausleitungsorgan derselben betrachtet. Die Anschauung, die ich vertreten habe, müsste also überhaupt erst mit der Hypothese beginnen, dass ursprünglich Copula stattgefunden habe; sie hätte mit der Thatsache zu rechnen, dass der Ursprung der Weichthiere mehr vom Wasser weg auf das Land zu verlegen sei, zum mindesten in die oberen Regionen der Gezeitenzone, deren grösserer Trockniss die Erzeugung der Schale zu danken. Es wäre darauf hinzuweisen, dass auf dem Lande die geschlechtliche Fortpflanzung durchweg mit Begattung erfolgt, dass das Geschlechtsleben, ein erstes Attribut der organischen Schöpfung schlechthin, von Anfang an mit Copula, bezw. Conjugation sich vollzieht, dass aber bei der Rückwanderung ins Wasser häufig die Begattung durch freie Entleerung der Zeugungsstoffe ersetzt wird (z. B. Polychaeten unter den Anneliden, viele Fische und Amphibien unter den Vertebraten, nicht aber die alterthümlichsten in ihrer Klasse). Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet ist es wohl wahrscheinlich genug, dass die ersten Mollusken, so gut wie die Aplacophoren noch jetzt, Copulationswerkzeuge besassen, dass dieselben bei den letzteren symmetrisch sich erhielten, weil frühzeitig die breite Sohle wieder aufgegeben wurde, dass sie aber bei den Weichthieren mit solcher Sohle nur einseitig functionirten und auf der anderen Seite verkümmerten, woraus die Asymmetrie sich ergab. Da indessen diese Hypothese mit einer weiteren Annahme rechnet, welche in dem recenten Bestande der Gastropoden keine Stütze findet, so muss eine nähere Discussion einer Zukunft überlassen bleiben, in welcher zunächst die Hilfstheorien sich geklärt haben. — —

Lang fasste das Problem von einer neuen Seite auf. Sein Urmollusk, das in seitlicher Ansicht früher dargestellt wurde (s. o. S. 364, Fig. 44 A.), hat am Kopf Augen und Fühler, das Nervensystem ist stärker gesondert, indem die Pleuropedalganglien sich in Pleural- und Pedalganglien getrennt haben. Die zarten Kiemen liegen von Anfang an, auch bei noch völliger Symmetrie, in einer Mantelhöhle, wie denn Mantel, Schale und Kiemenhöhle immer nur in gegenseitiger Abhängigkeit zu denken sind. In der Mantelhöhle liegt median der After, sodann jederseits eine Nieren- und eine Geschlechtsöffnung, endlich eine Kieme und ein Osphradium an ihrer Basis. Die Drehung vollzieht sich im Uebrigen wie bei der Bütschli'schen Ableitung. (Ich könnte die supponirte Trennung in der Nieren- und Geschlechtsöffnung in meinem Sinne verwerthen, wenn nicht eben vieles gegen diesen Theil der Lang'schen Construction spräche.) Uebrigens gebraucht Lang dieselbe Figur bald als hypothetisches Ur-

Digitized by Google

Fig. 4.



Entstehung der Gastropodenasymmetrie nach Lang. A. Ursprüngliche Lage. B. Günstigste Lage für die Respiration. C. Günstigste Lage für die Locomotion. D. Daraus resultirende Mittellage. E. Die durch D. bewirkten Druckverhältnisse.

Buchstaben in A—D.: *a* After. *ct* Ctenidium. *f* Fuss. *k* Kopf. *mh* Mantelhöhle. *o* Mund. *sm* Schalenmuskel.

Digitized by Google

mollusk, bald als Urgastropod. Die Schale war anfangs napfförmig mit einem hinteren Spalt, ebenso natürlich der Mantel. Wurde sie zum Schutz der Unterlage, also dem Felsen, fest angedrückt, so geschah der Wasserwechsel zur Respiration durch den Spalt, ebenso die Entleerung der Excrete, Excremente und Geschlechtsproducte.

Für die Ableitung der Asymmetrie kommt nun das Bedürfniss freierer Locomotion in Betracht, wobei zugleich sich ein erhöhter Schutz nöthig macht. Erstere wird erreicht durch die Beschränkung des Mantels auf einen kleinen Rückenbezirk, wobei der Eingeweidesack zugleich mit der Schale sich zu einem hoch thurmförmigen Bruchsack hervorstülpt, wie denn jede abgewickelte normale Schneckenschale eine solche Gestalt zeigt. Der Schutz wird gegeben durch die Möglichkeit, den ganzen Körper in die Schale zu bergen. Zu dem Zwecke wird häufig noch auf dem Hinterende des Fusses ein Deckel abgesondert. Der anfangs hufeisenförmige Schalenmuskel dient nicht mehr dazu, die Schale gegen die Unterlage zu pressen, sondern er wird zum Spindelmuskel, der Kopf und Fuss werden in die Schale retrahirt. Die Schale ist zunächst schlank kegelförmig, ähnlich der von *Dentalium*. Sie würde einfach nach oben stehen (Fig. 4 A), wenn nicht das Gleichgewicht labil und die Haltung so unbehilflich wie möglich wäre. Sie kippt aber um. Und da ergeben sich verschiedene Möglichkeiten, sie kann nach vorn, nach hinten und nach der Seite gelegt werden. Die erste Lage (Fig. 4 B) ist die günstigste für die Mantelhöhle und deren Organe, sie ist aber die denkbar ungünstigste für die Locomotion, den Kopf und die Sinneswerkzeuge. Die umgekehrte Lage, bei der die Schale gerade nach hinten liegt (Fig. 4 C), ist die günstigste für die Kriechbewegung, aber die Mantelhöhle hat jetzt den ganzen Druck der Eingeweide und des Spindelmuskels auszuhalten, sie wird zusammengepresst und macht die Function der wichtigen Pallialorgane unmöglich. Zwischen diesen Extremen kommt ein Compromiss zu Stande durch die Seitenlage (Fig. 4 D), und zwar meist auf der linken Seite, wobei freilich jetzt weder nach der einen noch nach der anderen Richtung hin das Vollkommenste geleistet wird. Aber es sind jetzt Verschiebungen ermöglicht, wodurch sowohl der Kopf wie die Mantelhöhle unter günstige Verhältnisse kommen. Es wird durch den Eingeweidesack jetzt ein links und rechts verschieden starker Druck auf den Mantelrand und die Mantelhöhle ausgeübt (Fig. 4 E). Die linke Hälfte wird stärker zusammengedrückt, die rechte dagegen gewissermaassen herausgequetscht. Die Mantelorgane weichen aus nach der Stelle des geringsten Druckes, welche zugleich die geräumigste ist, sie rücken auf der rechten Seite in der Mantelfurche nach vorn. Jetzt aber kann der Bruchsack ein wenig schräg nach hinten ausweichen, wodurch andererseits die Kriechbewegung gefördert wird. So rückt die Mantelhöhle allmählich bis nach vorn, wo sie am meisten Platz hat zur Entfaltung, und der Schalenkegel sieht nach hinten. Inzwischen wird die Hinter- oder Unterseite der Schale verkürzt, und die Vorder- oder Oberseite wölbt sich, wie sich aus der

Digitized by Google

schiefen Lage des Kegels leicht ergiebt, die Schale wird endogastrisch. Für die Aufrollung der Schale zieht Lang die verschiedenen Richtungen des Schalenwachsthums in Betracht, das periphere, welches die Mündung erweitert, erfolgt überall gleichmässig und kommt nicht in Betracht, so wenig wie die Verdickung, um so mehr aber das Höhenwachsthum, welches in der Bildung neuer Zuwachsstreifen seinen Ausdruck findet. Wäre es im ganzen Umfange gleich, so würde ein einfacher Kegel entstehen. Nach dem Vorhergehenden aber ist es an der Seite des grössten Druckes minimal und an der entgegengesetzten maximal. Und da sich der Maximal- und Minimalpunkt im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers verschieben, so wird nothwendigerweise der Kegel nicht in einer Ebene symmetrisch bleiben, sondern in einer Schraubenfläche asymmetrisch aufgerollt, es entsteht ein rechtsgewundenes Schneckenhaus.

Wenn das soweit einleuchtet, so dauert doch die Aufrollung nicht länger, als bis die Mantelhöhle ihre definitive, nach vorn gerichtete Lage erreicht hat. Da von nun an wieder Symmetrie hergestellt ist, so müsste auch das weitere Wachsthum der Schale wieder symmetrisch werden. Dafür, dass dasselbe asymmetrisch bleibt, sucht Lang die Asymmetrie der Mantelorgane verantwortlich zu machen. In der That bringt der auf den linken Theil der Mantelhöhle ausgeübte stärkere Druck (Fig. 4 E) die ursprünglichen links gelegenen Organe (Herzvorhof, Ctenidium, Osphradium, Nephridium) mehr oder weniger zum Schwund; und selbst da, wo dieselben in der vorderständigen Lage symmetrisch sind, wie bei manchen Diotocardien *(Fissurella)*, sind sie erst nachträglich wieder vollständig symmetrisch geworden. Bei den meisten Diotocardien, allen Monotocardien, allen Opisthobranchien und Pulmonaten ist die rechte, ursprünglich linke Hälfte des Pallialcomplexes verloren gegangen, und der After liegt ganz auf der rechten Seite der Mantelhöhle. Unter den Pulmonaten, die ihre Kieme in Folge ihrer Lebensweise verloren haben, ist wenigstens noch das linke, ursprünglich rechte Osphradium geblieben. Diese Asymmetrie soll eine fortdauernde Verschiebung der Maximal- und Minimalpunkte am Mantelrande und damit eine ununterbrochene Aufrollung der schraubigen Schale bewirken. Chiastoneurie kommt zu Stande, wenn die Pallialorgane die Medianebene vorn nach links überschreiten, d. h. bei den Vorderkiemern. (Auf diesen Punkt, der nicht mehr haltbar ist, kommen wir zurück.)

Den ontogenetischen Beweis führt Lang im Allgemeinen in Uebereinstimmung mit Bütschli. — —

Bouvier und Fischer haben sich diesen Anschauungen angeschlossen, doch nicht ohne einige Modificationen. (Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. Journal de Conchyl., XL, 1892, p. 117—207.) Eine ausführliche Zusammenstellung aller Fälle, in denen die Schalenwindung nicht mit der gewöhnlichen Regel übereinstimmt, zeigt die verschiedensten Modificationen. Bald ist die Schale bei einzelnen oder Individuen Arten rechts gewundener Arten (teratologisch)

Digitized by Google

oder Gattungen links gewunden, und der Weichkörper ist ebenso — bald ist bei rechts gewundener Schale der Deckel gleichfalls rechts gewunden, das Thier aber links oder umgekehrt (ultra-links und ultra-rechts), — bald ist bei symmetrischer Schale der Anus nach links gerückt *(Cavolinia, Cleodora)*, — bald ist die Protoconcha oder Embryonalschale links gewunden, während die übrigen Theile rechts gewunden sind und der After rechts liegt *(Odostomia, Turbonilla)* u. dergl. m. Aus dieser Verschiedenheit folgern die Verfasser eine gewisse Unabhängigkeit der Schalenaufwindung von der des Thieres. Sie lassen bei der Urform die Entwicklung ebenso vor sich gehen, wie Lang, bis zur Neigung der kegelförmigen Schale nach einer Seite, zumeist nach links. Die Verschiebung des Pallialcomplexes erfolgt dann nach rechts im Zusammenhange mit einer Wachsthumshemmung in der rechten Mantelrinne, wie es Bütschli wollte; sie ist am geringsten bei den Opisthobranchien, stärker bei den Pulmonaten, am stärksten bei den Prosobranchien, die damit chiastoneur werden. Aus Rücksicht auf die Locomotion und namentlich durch den Zug des Spindelmuskels stellt sich die Schale nach hinten, wobei der tiefste Punkt des Mantelrandes durch Druck im Wachsthum gehindert wird, während der Vorderrand stärker wächst; so entsteht eine symmetrische Schale, die mehr oder weniger eingerollt ist. Bisweilen bleibt sie so. Meistens aber neigt sie sich nach rechts, den verlagerten Mantelorganen folgend; dadurch wird die rechte Seite des Mantelrandes im Wachsthum gehemmt, und indem die linke Hälfte sich schneller vergrössert, wird die Schale unsymmetrisch rechts gewunden. Bei links gewundenen Schalen ist der ganze Hergang natürlich der umgekehrte. Es kann aber auch, in älteren Fällen, die symmetrische Schale bei rechts gewundenem Thier sich nach links neigen und somit links gewunden werden und umgekehrt. Mit anderen Worten: die Asymmetrie der Schale übt keinen Einfluss auf die Asymmetrie des Weichkörpers, in den meisten Fällen aber diese auf die Schale. Doch ist die Beziehung nur lose und kann durch eine geringe Neigung der symmetrischen Schale leicht in das Gegentheil umschlagen.

Gleichzeitig mit diesen Erörterungen arbeitete Pelseneer eine andere Theorie aus, die er nachher weiter ausgeführt hat. (Introduction à l'étude des Mollusques, p. 86. Recherches sur divers opisthobranches, p. 127.) Das erste Moment ist die Verkürzung der Verbindungslinie von Mund und After, die Verschiebung des Afters nach vorn in der Medianebene, wie sie bei mancherlei Thieren vorkommt, bei Brachyuren, prosopygen Gephyreen, Bryozoen, manchen Echinodermen, Ascidien etc.*):

*) In gewissem Sinne hat früher (1853) Huxley eine verwandte Hypothese aufgestellt, wenigstens in Bezug auf das erste Moment. Allerdings haben die daraus gezogenen Folgerungen keinen Anklang finden können. Der Darm soll sich entweder neural- oder hämalwärts, d. h. nach der ventralen oder dorsalen Seite krümmen. Danach wird der Eingeweidesack als Abdomen oder Postabdomen bezeichnet. Ein Abdomen soll den Cephalopoden, Pteropoden und Pulmonaten zukommen, ein Postabdomen den Heteropoden, Pectini-

Digitized by Google

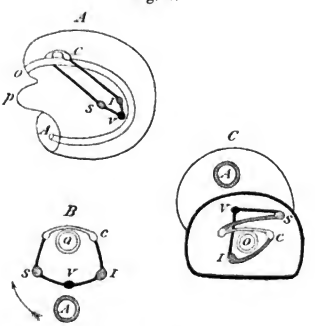
dazu kommt als zweites die Entwicklung des Fusses, welche dieser Verkürzung entgegenarbeitet und sie zwingt, auf die Seite zu rücken.

Das Schema der Verlagerung giebt Fig. 5.

Der Hergang wird im Einzelnen folgendermaassen begründet*):

Die Verschiebung des Afters nach vorn zeigt sich nicht nur bei den Gastropoden, sondern auch bei den Cephalopoden, Scaphopoden und manchen Muscheln, es handelt sich also um eine allgemeinere Erscheinung. In der Ontogenie der Gastropoden ist sie die erste wichtige Veränderung, welche auftritt. Gleichzeitig wölbt sich der Eingeweidesack kegelförmig hervor und rollt sich mit der Spitze ein wenig nach vorn ein, wird also nicht endo-, sondern exogastrisch (contra Lang, s. o.). Die Entwicklung des Fusses treibt den After mit dem Pallialcomplex auf die rechte Seite, bis er symmetrisch nach vorn kommt, es entsteht die Chiastoneurie, und die Schale wird endogastrisch. Die allmähliche Verschiebung bringt zunächst die nach vorn gerichtete Spitze der Schale nach links, sie dreht sich weiter und weiter, und es entsteht ein rechts gewundenes Gehäuse. Infolge der Asymmetrie schwinden die rechten, ursprünglich linken Mantelorgane, d. h. das Ctenidium, das Osphradium, die Hypobranchialdrüse und die Niere. Der After rückt nach rechts. Nur eine Ausnahme findet statt: die rechte Niere bleibt, weil sie zum Geschlechtsgange geworden ist. Die Geschlechtsöffnung allein liegt also rechts vom Enddarm.

Fig. 5.



Entstehung der Gastropodenasymmetrie nach Pelseneer. *A* After. *C* Cerebralganglion. *I* Infraintestinalganglion. *o* Mund. *S* Supraintestinalganglion. *V* Visceralganglion.

Ein wesentlicher Fortschritt, welcher, von diesem Erklärungsversuche abgesehen, über die Vorgänger hinausgeht, stützt sich auf die inzwischen von Bouvier gemachte und von Pelseneer weiter verfolgte Entdeckung, dass ein Hinterkiemer mit noch ganz normaler Schale, in die er sich völlig zurückziehen kann und die er mit einem Operculum verschliesst, *Actaeon*, im Nervensystem noch echte Chiastoneurie zeigt. Dadurch werden die Opisthobranchien, als höher entwickelte und differenzirtere

---

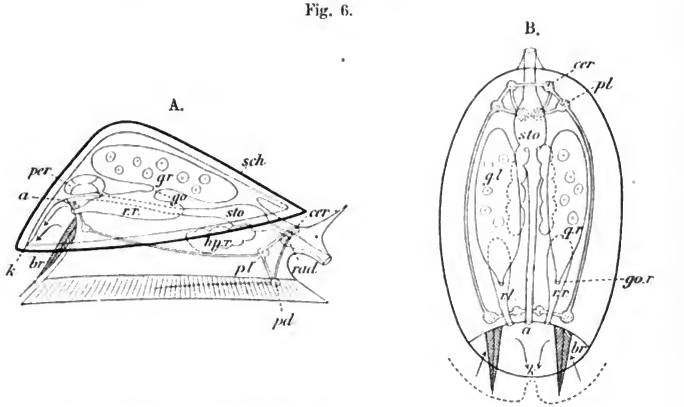
branchien, Tectibranchien und Nudibranchien. — Auch P. B. Sarasin suchte die Aufwindung auf eine embryonale Darmschleife zurückzuführen (Entwicklungs-Geschichte der *Bithynia tentaculata*, 1882), ohne dass seine Idee in der Weise, wie sie ausgesprochen wurde, Anklang gefunden hätte.

*) Neuerdings leitet Pelseneer (l. c. S. 5) die Gastropoden von einem Vorfahren der Polyplacophoren ab, bei welchem die Gonaden und Nieren noch nicht getrennt waren. Das vordere Paar von Nephridien oder die Geschlechtswege gingen dabei verloren.

Digitized by Google

Formen (entgegen der früheren Auffassung) an die Prosobranchien oder Streptoneuren angegliedert und von einer der ursprünglichsten Streptoneurenfamilie, den Trochiden, abgeleitet. Zugleich aber ist bewiesen, was auch durch ontogenetische und einige vergleichend-anatomische Thatsachen erhärtet wird, dass die Opisthobranchien nicht auf einer unvollkommeneren Stufe der Aufwindung stehen geblieben sind, sondern dass sie umgekehrt von der Stufe vollendetster Aufrollung aus wieder eine partielle Rückwärtsdrehung durchmachen, welche die Opisthobranchie von der Prosobranchie ableitet. Bouvier hatte dafür den Namen „Distorsion"

Fig. 6.



Hypothetisches *Prorhipidoglossum* nach Plate. A. von rechts, B. von oben. *a* After. *br* Kiemen. *cer* Cerebralganglien *g.l* linke Gonade. *go* Oeffnung der Gonade in die Niere. *g.r* Rechte Gonade. *hp.r* Rechte Leber. *k* Exspirationsstrom. *pd* Pedalganglien. *per* Pericard. *pl* Pleuralganglien. *rad* Radulascheide. *r.l* Linke Niere. *r.r* Rechte Niere. *sch* Schale. *sto* Magen.

gebraucht, Pelseneer sagt „Detorsion"*). Diese Zurückdrehung, welche auch Grobben 1894 acceptirte, führt von den Trochiden zu den Pectibranchien und von diesen durch die Pleurobranchaeiden und Tritoniiden zu den Nudibranchien, andererseits wiederum von Pectibranchien aus und zwar von Verwandten der Actaeoniden zu den Basommatophoren; deren alterthümlichste Familie, die der Auriculiden, hat den Stylommatophoren den Ursprung gegeben. — —

Der neueste Versuch, welcher mit allen vorhergehenden unter ausführlicher Begründung kritisch aufräumt, stammt von Plate (Zool. Jahrb. Abth. f. Anat., IX, 1895).

*) Für die Hinterkiemer hat neuerdings Gilchrist diese Verlagerung näher durchgeführt (Proc. R. Soc. Edinb. XX. 1895. S. 357—369).

Digitized by Google

Mit Spengel's grundlegender Construction, welche die Drehung des Pallialcomplexes betrifft, ist er einverstanden, nicht aber mit der Begründung durch die Nachfolger.

Plate geht aus von einem *Praerhipidoglossum*, wofür ich nach wie vor „*Prorhipidoglossum*" vorschlage, von dem sich die Dentalien, Lamellibranchien und Gastropoden herleiten, welche von Grobben als *Prorhipidoglossomorpha* zusammengefasst werden. Es stammt selbst wieder ab von einem Urmollusk, aus welchem als Seitenzweige die Amphineuren und Cephalopoden hervorsprossen. Das *Prorhipidoglossum* war durchaus symmetrisch und von einer patellenähnlichen Schale bedeckt, deren Apex vermuthlich etwas nach hinten geneigt war (Fig. 6). Es lebte im Flachwasser. Der Fuss war eine ausgebildete Kriechsohle, keine Saugscheibe*). Die hinten gelegene Mantelhöhle war nur mässig tief, weil die Genitalsäcke beim Kriechen einen Druck von vorn nach hinten ausübten, sie ging einer eigentlichen ringförmigen Mantelbildung vorher. Ein hinterer Mantelschlitz fehlte (contra Grobben). Die Nieren waren nicht mehr diffus, sondern bereits sackförmig, entsprechend der sackförmigen Erweiterung des Hauptnierenganges der Chitonen, die schon bei diesen immer weiter nach hinten rückt. Die beiden Gonaden öffneten sich in die Nieren. Das orthoneure Nervensystem bestand aus Cerebral-, Pleural-, Pedal-, Branchial- und vermuthlich auch Abdominalganglien, welche letzteren sich bald zur Visceralcommissur verbanden. Der Mantelschlitz bildete sich erst später bei Vertiefung der Mantelhöhle, wobei der After vom Grunde der Höhle auf den Mantel selbst übertrat. Der Schlitz kam durch seitliches Herabwuchern des Mantels zu Stande, was in der Mittellinie durch den austretenden Wasserstrom verhindert wurde. Solche Ausflussöffnungen entstanden unabhängig von einander bei den Dentalien, die mit den Kiemen die Branchialganglien verloren, bei den Lamellibranchien und bei den Pleurotomarien und ihren Descendenten, bei dieser Gruppe erst, nachdem die Mantelhöhle vorderständig geworden.

Für die Erklärung der Aufwindung könnte Bütschli's Versuch gelten, wenn für die einseitige Wachsthumshemmung ein ersichtlicher Grund angegeben wäre. Gegen Lang's Bestreben, diese Lücke auszufüllen, werden verschiedene Bedenken geltend gemacht. Es ist kaum glaublich, dass eine lang kegelförmige Schale entstehen konnte, die dann schief getragen würde. Vielmehr müsste der Wasserwiderstand bei der Locomotion, der nachher den Kegel symmetrisch nach hinten ausrichten soll, ebenso gut bei der Entstehung des stärkeren Bruchsackes schon wirksam sein, müsste den Bauchsack in der Symmetrieebene nach hinten drücken, dadurch vorn zu kräftigerem Wachsthum anregen und eine symmetrische endogastrische, nach hinten übergeneigte Schale erzeugen. Ebenso wenig wäre einzusehen, warum unter der Annahme der Lang'schen

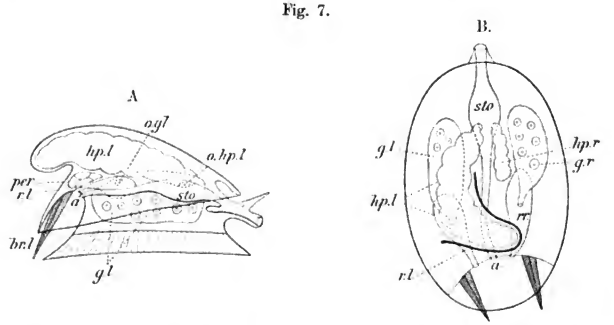
*) Ich habe früher versucht, die erste Schale des Urmollusks zugleich mit einem breiten Saugfusse aus der Anpassung an den Gezeitengürtel abzuleiten. Da das *Prorhipidoglossum* erst wieder von diesem abstammt, brauche ich auf keine Discussion einzugehen.

Digitized by Google

Hypothese die Aufwindung des Schalenkegels noch fortwirkt, nachdem die Schale nach vorn in die Symmetrieebene gerückt ist. Auch musste wohl die embryonale Schalenspitze des Schneckenhauses noch einen Rest des Kegels zeigen und nicht von Anfang an, wie sie es ist, gewunden sein.

Gegen Pelseneer's Auffassung wird von Plate eingeworfen, dass es sich beim Embryo in Wahrheit zunächst nicht um ein Vorrücken des Afters als solchen handelt, sondern dass die bestimmende Bildung die dorsale Hervorwölbung ist, welche gleich spiralig wird. Auch wird die exogastrische Schalenanlage (*Fisurella*, *Patella*), welche Pelseneer als wesentlich mit annimmt (s. o.), doch nur die seltene Ausnahme bilden *).

Fig. 7.



Prorhipidoglossum mit beginnendem Eingeweidebruchsack nach Plate. A. von rechts, B. von oben.

hp.l Linke Leber. *o.gl* Oeffnung der linken Gonade in die Niere. *o.hp.l* Oeffnung der linken Leber in den Magen. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 6.

So wird dann ein anderes Princip aufgesucht, und zwar ein inneres, anatomisches, die Ungleichheit nämlich der beiden Mitteldarmdrüsen oder Lebern. Plate greift auf die Chitoniden zurück und zeigt, dass bei diesen bereits diese Drüsen weit verschiedener an Ausdehnung sind, als Haller angegeben hat (s. o.)**), dass die linke viel grösser ist als die rechte.

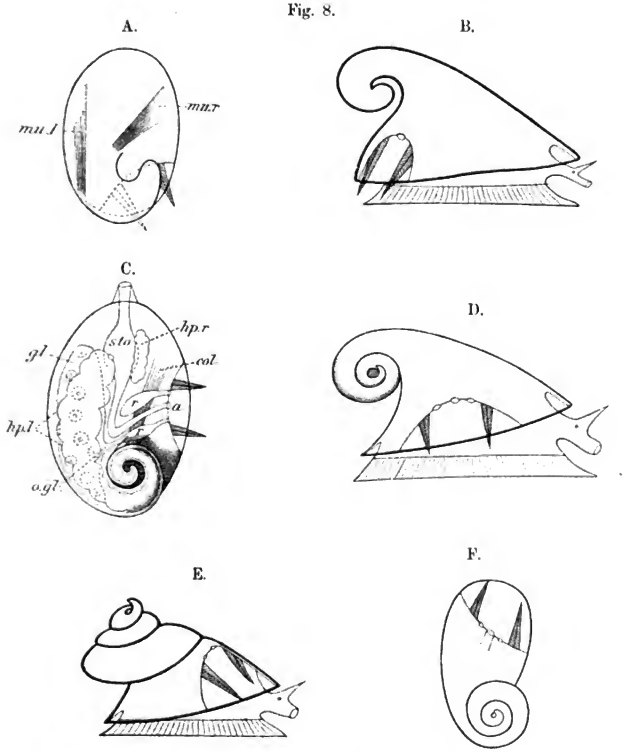
*) Ich möchte dazufügen, dass die Beispiele vom Vorrücken des Afters, welche Pelseneer von anderen Thieren entlehnt (s. o.), sich doch alle leicht verstehen lassen. Bei Brachyuren handelt es sich um ein statisches Verhältniss, Verkürzung des Abdomens im Interesse der Locomotion; die anderen leben in Röhren oder sind festgewachsen. Solche Momente liegen bei den Schnecken nicht vor.

**) Es ist hier wohl der Ort, auf einige Fortschritte hinzuweisen, welche die Kenntniss der Polyplacophoren inzwischen gemacht hat. Cooke (Mollusca, in: The Cambridge natural History) erzählt von einem *Chiton* von Panama, dass er fast so schnell kriecht wie eine gewöhnliche Schnecke. Auch *Chiton fulvus* ist recht beweglich und kriecht sogar im Sande, woraus sich's erklärt, dass sein Rücken frei von fremden Organismen ist, die sonst aufzuwachsen pflegen. Anatomisch haben Plate und Thiele gearbeitet. Betreffs des

Digitized by Google

Das Gleiche wird nun für das *Prorhipidoglossum* angenommen. Die grössere linke Leber dehnte sich dorsalwärts gegen die zarte nachgiebige

Fig. 8.



Weitere Entwicklung des *Prorhipidoglossums* zum Gastropoden nach Plate. A., C. und F. von oben, die übrigen von rechts. *col* Spindelmuskel. *mu.l* Linker, *mu.r* rechter Retractor, wovon der letztere zum Spindelmuskel wird. *r* Niere. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 6.

Rückenhaut aus, legte sich über das linke Genitalorgan hinüber und drückte dieses, das sich später allein erhielt, gegen die Fusssohle herab.

Nervensystems stimmen beide Beobachter darin überein, dass die von Haller beschriebenen Magenganglien nicht existiren. Damit fällt der Versuch, aus ihnen und ihrer Verbindung mit dem Schlundring die Visceralcommissur der übrigen Mollusken abzuleiten, in sich zusammen. Hier aber gehen die Deutungen auseinander. Thiele homologisirt die Seiten-

Digitized by Google

So entstand auf dem Rücken ein Bruchsack, welcher sich zur Erhaltung des Gleichgewichts ein wenig nach rechts krümmte. Wegen des beim Kriechen sich äussernden Wasserdruckes war er nach hinten geneigt. Er übte auf den linksseitigen Mantelrand einen grösseren Zug aus und regte diesen zu stärkerem Wachsthum an (Fig. 7). Das bewirkte die Verschiebung des Pallialcomplexes nach vorn, bis der Rand der Kiemenhöhle selbst das stärkere Wachsthum übernahm (Fig. 8). Das Stadium A B (Fig. 8) erhielt sich vielleicht durch zahlreiche Generationen hindurch, bis die Ernährung günstiger wurde. Dann nahm wohl mit dem Gesammtvolumen auch die linke Leber zu, sodass allmählich C (Fig. 8) und schliesslich F (Fig. 8) entstand, welches letztere die definitive Lagerung bei den Prosobranchien aufweist. Diese Auffassung entspricht den ontogenetischen Thatsachen insofern, als beim Embryo immer zwei gleiche Lebern sich anlegen und die entstehende Asymmetrie des Bruchsackes und der Schale mit der entstehenden Ungleichheit der Lebern völlig parallel geht. Später kann die eine Leber völlig verkümmern, oder beide

---

stränge nach wie vor mit Epipodialnerven und spricht den Chitonen die Visceralcommissur überhaupt ab. Plate lässt diese umgekehrt aus jenen Lateral- oder Pleurovisceralsträngen hervorgehen und nimmt zur Erklärung des Umstandes, dass sie hinten über dem Darm sich verbinden, statt unter demselben, die Phylogenie zu Hilfe. Die Seitenstränge sind demnach aus den Seitennerven der Platoden hervorgegangen; sie endeten ursprünglich in den Organen, die sie versorgen, Herz, Kiemen etc. Ihre hintere Verbindung kam secundär zu Stande, bei den Chitonen erst, nachdem die endständigen Ctenidien verschwunden und durch die Circumpallialkiemen ersetzt waren. Mit deren Ausdehnung nach hinten dehnten sich die Stränge in derselben Richtung aus und kamen schliesslich, entsprechend der Lage dieser Kiemen, zur Verbindung über dem After. Der Verlust der Augen und Fühler ist eine Folge der Anpassung an die Gezeitenzone, welche auch den fleischigen Sohlensaugnapf, die flache Gestalt, die Gliederung der Schale bewirkt. Dazu fehlen die Otocysten und die Spengel'schen Organe; der Gürtel ist eine Epipodialbildung, die Mantelkante höchstens entspricht dem Mantel; die von Haller beschriebene Leibeshöhle existirt nicht (Thiele). Am Darm giebt Plate kleine Speicheldrüsen an, Thiele fand keine. Das Subradularorgan, dem die von Haller beschriebene, differenzirte Drüse fehlt, kann ausgestülpt werden (Thiele). Die Lebern sind nach Plate von Haller falsch dargestellt, beziehungsweise nicht richtig auseinander gehalten worden. Die linke ist viel grösser als die nach oben gedrängte rechte, welche durch die Gonade in ihrer Entwicklung gehemmt wurde. Die Gonade war ursprünglich paarig, wie die von oben eingesenkten Arterienäste beweisen. Middendorff hat sie bereits richtig erkannt, wie überhaupt dessen Darstellung vom Kreislauf die beste bisherige Beschreibung ist.

Die Entstehung der Aesthetен und Rückenangen endlich sucht Plate gleichfalls auf das Leben in der Brandung zurückzuführen: sie sollen Unreinigkeiten des Wassers, welche die Thiere stark beeinträchtigen, zur Wahrnehmung bringen.

Goodridge betrachtet die Genitalwege der Chitoniden nicht als Homologa von Nierengängen. Umgekehrt ist Pelseneer der Ansicht, dass beide gleichwerthig seien. Die Polyplacophoren besitzen dabei zwei Paare von Segmentalorganen oder Nierengängen. Die Trennung zwischen Gonaden und Nephridien ist secundär eingetreten. Bei den Aplacophoren ist sie noch nicht eingetreten, dafür haben sie das vordere Paar der Ausführungsgänge, also die Geschlechtswege, eingebüsst. Sie haben sich von Vorfahren der Polyplacophoren abgezweigt, bei denen die Gonaden und die Nieren noch in offner Communication standen.

Digitized by Google

können sich zu einem unpaaren, asymmetrischen Organ aneinander legen, die Wirkung bleibt immer die gleiche.

Die Mantelhöhle der Prorhipidoglossen war nicht tief, da die Eingeweide nach hinten drückten. Sie war auch noch mässig bei Seitenstellung, wie bei den meisten Tectibranchien, sie wurde erst geräumig bei Vorderstellung (Prosobranchien, *Actaeon*). Anfangs waren zwei Schalenmuskeln vorhanden, wie bei den Dentalien (und bei Neritaceen), nicht ein hufeisenförmiger (contra Haller), da der Bruchsack hinten keine Vereinigung zuliess. Der linke Muskel wurde nun verlängert und somit wirksamer (Fig. 8 A); aber die linke Leber und Gonade liessen ihm nicht Raum zur Entwickelung. Daher übernahm der rechte Muskel die neue Aufgabe, das Thier in die Schale zurückzuziehen. Seine Verstärkung bewirkte die Verkümmerung der rechten Gonade und rechten Leber, sie erhöhte aber durch Verdrängung der Organe nach links die Bildung des asymmetrischen Bruchsacks. So kommt das Stadium (Fig. 8) zu Stande, in welchem die hintere, ursprünglich linke Niere die Genitalproducte nach aussen leitet.

Das Stadium, in welchem die Mantelhöhle vorderständig geworden ist, bezeichnet Plate als „Prägastropoda". (Ich würde „Progastropoda" als rein griechische Wortbildung vorziehen. Srth.) Von ihnen aus entwickeln sich drei Zweige:

a) Die Patellen durch Anpassung an das Felsenleben in der Gezeitenzone: napfförmige Schale, Saugfuss, hufeisenförmiger Schalenmuskel, Reduction und Ersatz der Ctenidien durch Circumpallialkiemen.

b) *Pleurotomaria, Haliotis, Fissurella*: Mantelschlitz (s. o.). Nur die letzteren Formen, welche die Kiemen rasch symmetrisch nach vorn stellten, sind weiter gediehen.

c) Trochiden und übrige Schnecken. Bei langsamer Drehung der Mantelhöhle wird die rechte (ursprünglich linke) Kieme durch Wasserdruck, Fäces etc. ungünstig beeinflusst und atrophiert, nicht aber in Folge der Spindelmuskelentwicklung (contra Haller). Lang's Erklärung, diese Atrophie sei durch den Druck der schiefgestellten Kegelschale veranlasst, wird mit der Zurückweisung einer solchen Schale zugleich hinfällig. Bei der Gruppe b konnten beide Kiemen erhalten bleiben und die Thiere sich mannichfacher entwickeln, wenn durch Anpassung an das Felsenleben die Locomotion fast aufgegeben wurde und somit der von vorn wirkende Wasserdruck weniger in Frage kam. Das Gleiche konnte erreicht werden bei völliger oder nahezu völliger Stellung beider Kiemen nach vorn, wo die Druckverhältnisse beide Hälften der Mantelhöhle in gleicher Weise beeinflussen.

Bezüglich der Pulmonaten kommt Plate zu einer etwas anderen Auffassung als Pelseneer (s. o.), dadurch dass es ihm gelang, auch bei Chilina ein chiastoneures Nervensystem nachzuweisen. Das bringt diese Form in nahe Verwandtschaft zu den Tectibranchien, bezw. *Actaeon*.

Digitized by Google

Dadurch stellt sie sich als das ursprüngliche Basommatophor dar, während die Auriculiden mehr zu den Stylommatophoren hinüberleiten.

d. Definition der Gastropoden.

So schwer es anfangs war, durchgreifende Merkmale anzugeben, welche allen Schnecken gemeinsam und für alle charakteristisch sind gegenüber anderen Thieren, so erscheint die Schwierigkeit überwunden durch die genetische Methode, etwa wie bei den Krustern, die selbst in der abweichendsten, durch den Parasitismus abgelenkten Gestaltung durch die Charaktere der Jungen zusammengehalten werden. Da der Weichthierkörper infolge der mangelnden Gliederung weit flüssiger ist, kann allerdings selbst das bestimmende ontogenetische Stadium sich verwischen: immer aber bleibt dann noch ein Rest der Asymmetrie, welche das zusammenhaltende Merkmal der Gastropoden ist.

Die Gastropoden sind also Thiere, welche entweder in der Jugend oder im ganzen Leben einen asymmetrisch aufgewundenen Intestinalsack haben oder zum mindesten noch einen Rest der durch diese Aufwindung gegebenen Asymmetrie aufweisen, zum wenigsten in der einseitigen Geschlechtsöffnung.

Von hohem Belang ist die Phylogenie insofern, als die Hälfte des Schneckenleibes, und zwar besonders die ventrale, in der Hauptsache noch Merkmale der Platoden, von denen sie abstammen, durchweg bewahrt, Flimmerung, Mangel an Cuticularbildungen, Hautmuskelschlauch etc. Dadurch wird ein Rückschlag ermöglicht, der immer wieder bei verschiedenen Gruppen Plattwurmcharaktere hervorzuholen erlaubt; als stärkste Form mag etwa die Nierenverzweigung gelten, die selbst die Wimperflammen wieder aufweisen kann *(Rhodope)*. Aehnliches gilt von den Reizorganen der Genitalwege, vom Hautmuskelschlauche u. dergl. m.*).

e. Die Conchospirale.

Leider hat die exacte Conchyliometrie, von wenigen Autoren an wenigen praktischen Beispielen erläutert, in der eigentlichen Zoologie nie recht Wurzel fassen können, theils wegen mangelnder Vorliebe für mathematische Behandlung, theils und noch mehr aber wohl wegen der Complicirtheit der Formeln und der manchfachen Constanten, welche die Mathematiker einzuführen sich gezwungen sahen, welche aber so gut wie gar keine reale Beziehung zu physiologischen und biologischen Factoren, Anpassung an

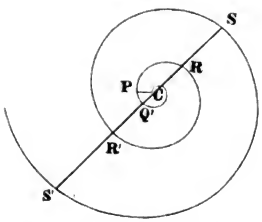
*) Von einem allgemeinen Gesichtspunkt mag es fraglich erscheinen, ob einmal verlassene Merkmale in der Schöpfung wieder hervorgeholt, neu belebt und artbildend werden können, ob Rückschläge wieder in die Oekonomie normaliter aufgenommen werden. Dann würde man etwa sagen müssen, dass an einem ungegliederten *Bilaterium* unter ähnlichen Bedingungen immer wieder eine Anzahl gleicher Organisationsverhältnisse hervorgerufen werden. Statt Rückschlag wäre dann mehr das Wort „Convergenz" am Platze.

Digitized by Google

Lebensbedingungen, Wachsthumsverhältnissen etc. erkennen lassen. Gleichwohl erachte ich es für geboten, wenigstens die Grundlage anzudeuten.

Nachdem Moseley 1838 die einleuchtende Thatsache, dass die Zunahme der aufgewundenen Schalen in einer geometrischen Progression erfolge, aufgefunden und daraus erschlossen hatte, dass die Curve der Schale eine logarithmische Spirale sei, kam Naumann in den vierziger Jahren allmählich durch genaue Messungen zu der Ueberzeugung, dass zum mindesten in den allermeisten Fällen die Sache weniger einfach sich verhalte, er nannte die von ihm abgeleitete Curve die Conchospirale. Später (1872) bestätigte Grabau, dass bei weitem die meisten Conchylien nach der Conchospirale gewunden seien „und dass nur der asymptotische Kreis dieser Curve häufig zu klein sei, um durch das Conchyliometer noch nachgewiesen werden zu können, in welchen Fällen man dann aus den Beobachtungen logarithmische Spiralen erschliessen wird".

Fig. 9.



Conchospirale nach Naumann. *CP* Parameter, das übrige im Text.

Die Conchospirale wird bei völlig symmetrisch gebauten Schalen aus dem medianen Durchschnitt, bei den übrigen aus der Projection der Schale auf eine zur Axe senkrechten Ebene abgeleitet. Wie Spiralen überhaupt, wird auch sie auf Polarcoordinaten bezogen; sie ist daher bestimmt durch die Formel für ihren Radius vector r, welche seine Länge für jeden Umlaufswinkel v, den er mit dem ersten Radius CP bildet, angiebt. Der erste Radius CP wird als der Parameter der Spirale bezeichnet und $= a$ gesetzt*). Der Winkel v wird nach dem ersten, zweiten, dritten etc. Umlauf $= 1.2\,\pi$, $2.2\,\pi$, $3.2\,\pi$ etc. Radien, welche auf derselben Geraden nach einer Seite liegen, also mit einander den Winkel $2\,\pi$ bilden, werden singulodistante Radien genannt, in Fig. 9 CR und CS, sowie CR' und CS'.

Die Conchospirale hat nun die Eigenschaft**), dass vom Parameter a aus die Windungsabstände nach einer geometrischen Progression wachsen, oder dass die vom Mittelpunkte aus in einem und demselben Radius vector auf einander folgenden singulodistanten Windungsabstände eine dergleichen

*) Ich will nicht unterlassen, hier auf folgende Bemerkung Naumann's hinzuweisen: „Zoologen, welche sich für diese Untersuchungen interessiren sollten, werden durch Beobachtungen an lebenden Gastropoden in verschiedenen Stadien der Entwicklung die physiologische Bedeutung des Parameters a nachzuweisen vermögen. Es wäre wohl möglich, dass er den Zustand des Embryo und den des frei gewordenen Thieres unterscheidet." Vielleicht hängt er mit dem Wachsthum insofern zusammen, als die Protoconcha zunächst symmetrisch gewunden ist und nachher erst mit der Verschiebung des Afters nach vorn asymmetrisch wird (s. o.).

**) Für die Schale von *Argonauta argo* hat Heis eine parabolische Spirale gefunden.

Digitized by Google

Progression nach irgend einem Quotienten p bilden, welcher der Windungsquotient genannt wird.

Bezeichnen wir also die Windungsabstände allgemein mit h, und den Winkel, welchen der zu irgend einem Windungsabstand gehörige grössere Radius mit dem ersten Radius a bildet, mit v, so können wir die successiven singulodistanten Windungsabstände von a aus folgendermaassen ausdrücken:

für $v = 0 . 2\pi$	wird $h = a$
„ $v = 1 . 2\pi$	„ $h = ap$
„ $v = 2 . 2\pi$	„ $h = ap^2$
„ $v = 3 . 2\pi$	„ $h = ap^3$
.	.
.	.
.	.
.	.
„ $v = (m-1)2\pi$	„ $h = ap^{m-1}$

Der Radius r, welcher irgend einem (z. B. dem $m$ten) Windungabstande zukommt, ist nun offenbar nichts anderes als das summatorische Glied der geometrischen Reihe, welche die sämmtlichen bis dahin auf einander folgenden Windungsabstände bilden; folglich wird

$$r = \frac{a}{p-1}(p^{m-1}).$$

Dieses ist mithin die Gleichung der Conchospirale*).

Die meisten Spiralen der Conchylien sind solche einfache Conchospiralen, bei denen die Windungsabstände durch einen und denselben Windungsquotienten beherrscht werden. So lange man auf einer Conchoidalfläche sich in einer Spirale fortbewegt, deren Horizontalprojection eine einfache Conchospirale ist, verbleibt man auf der Oberfläche eines geraden Kreiskegels, dessen Axe mit der Axe der Conchoidalfläche zusammenfällt (Grabau).

Bei der Schwierigkeit, in jedem Falle den Anfangspunkt der Conchospirale mit Sicherheit aufzufinden und danach den Parameter festzustellen, sei bemerkt, dass Naumann auch Formeln angiebt, um den letzteren aus zwei oder mehr singulodistanten Radien oder Durchmessern zu bestimmen u. dergl. mehr.

In vielen Fällen bleibt der Windungscoefficient p nicht constant, sondern er nimmt plötzlich einen anderen Werth p' an, später wohl wieder einen anderen Werth p'' etc. Dann entstehen die Diplo- und die Triplospirale etc. Ist bei der Diplospirale der Quotient $p' > p$, so heisst sie exosthen; ist $p' < p$, heisst sie endosthen. Bei der exosthenen Diplo-

*) Grabau setzt dafür (als damit identisch) die Gleichung

$$r = a e^{m\varphi} + k \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad .,$$

wobei unter r und φ Radius vector und Anomalie ebener Polarcoordinaten verstanden, durch e die Basis der natürlichen Logarithmen und durch a, m und k willkürliche, aber reale Constanten bezeichnet werden.

Digitized by Google

spirale ist also der distale Theil des Gehäuses weiter als die ersten Windungen, bei der endosthenen umgekehrt, bei der ersten fällt der Windungskegel nach unten flacher, bei der zweiten steiler ab. Naumann hat auch für die Diplospirale die Formeln abgeleitet. Aber es ist ihm noch entgangen, was erst die neueren Untersuchungen festgestellt haben, dass oft die Embryonalschale in geradezu entgegengesetztem Sinne gewunden ist als die weiteren Ansätze. Ebenso fehlt es noch, trotzdem wir auch, namentlich durch Grabau, mathematische Werthe für den Rauminhalt des Kegels und seine Abhängigkeit vom Windungsquotienten kennen, durchaus an einfachen, praktisch verwerthbaren Formeln, welche auch nur die einfachste Abhängigkeit einer Diplospirale von veränderter Ernährung und entsprechender morphologischer Umbildung des Intestinaltractus, wie bei *Parmacella* oder *Daudebardia* u. a. abzuschätzen erlaubten; daher ich mich nicht weiter auf das Thema einlasse.

f. Normale und abweichende Schalenaufwindung.

Dass der gewundene Eingeweidesack nicht nothwendig als äusserlich sichtbare Spirale zum Ausdruck kommen muss, ist bereits gesagt. Bei beschalten Formen haben einerseits die Napfschnecken, die sich an den Felsen angepasst haben, eine symmetrische Schale, andererseits, in ganz anderer Gestalt, viele schwimmende; unter den Nacktschnecken, welche der Schale verlustig gegangen sind, kommt wohl äusserlich sichtbare Torsion in keinem Falle mehr vor.

Unter den schraubigen Schneckenschalen wiegen die rechts gewundenen oder leiotropen (läotropen)*) bei weitem vor. Es giebt aber zahlreiche Ausnahmen, und zwar in verschiedener Richtung. Die Schale kann links gewunden, sie kann scheibenförmig in einer Ebene aufgerollt sein. Die Schraube kann aber auch ihre Continuität unterbrechen, theils indem die jüngeren, weiteren Theile zwar in gleichem Sinne, aber doch in anderer Richtung weiter wachsen, theils indem der Sinn der Torsion geändert wird. Im ersteren Falle bleibt die ganze Schale entweder links oder rechts gewunden und nur der Index ändert sich, im letzteren ist der obere Theil links und der Rest rechts gewunden oder umgekehrt. Die verschiedenen Fälle sind auseinander zu halten und, soweit sie sich bei verschiedenen Ordnungen wiederholen, kurz zu beleuchten.

1. Links gewundene Gehäuse.

a. Situs mutatus oder transversus viscerum. Der einfachste Fall, der bald individuell, bald innerhalb ganzer Arten oder Gattungen

*) Bei der Feststellung der Windungsrichtung kommt es auf den Ausgangspunkt an. Rechts gewunden ist natürlich im Sinne des Uhrzeigers, wenn man von oben aufs Zifferblatt sieht. Rechts gewunden heisst die Schnecke, bei der die Schraubenlinie diese Richtung einhält, wenn man von oben auf die Schale sieht und von der Spitze ausgeht. Rechnet man von der Mündung aus, wo die Zuwachsstreifen sich ansetzen, so wird dieselbe Schale stetig weiter nach links verschoben und heisst deshalb leiotrop.

Digitized by Google

auftritt, entspricht einer vollständigen Umlagerung der Organisation, rechts und links sind in jeder Hinsicht vertauscht.

β. Hyperstrophe Gehäuse. Bei einer Anzahl von Schnecken steht die innere Organisation im Gegensatz zur Schalenwindung; die Organe sind so geordnet, wie bei einer rechts gewundenen Schnecke, aber die Schale ist links gewunden oder dexiotrop.

2. Flach aufgewundene Schalen.

Die nautiloiden Schalen kommen sowohl bei rechts als links gewundenen Schnecken vor. Die Bedeutung kann eine doppelte sein. auf dem Lande und im Süsswasser zum Durchzwängen durch enge Spalten zwischen Pflanzen oder Steinen, im Meere so gut wie bei den hyperstrophischen Formen zum Schwimmen. Während aber die flache Form aus statischen Gründen in letzterer Hinsicht die vortheilhafteste ist, so kann das von einer hyperstrophischen nicht gelten. Man darf daher vermuthlich nicht zur Erklärung rein phylogenetische Momente heranziehen, als wäre eine rechts gewundene Schale aus Zweckmässigkeitsgründen erst flacher, dann scheibenförmig geworden und nun, in Verfolg dieser veränderten Wachsthumsrichtung, auf die andere Seite hinübergetreten, also links gewunden im Sinne von ultra-rechts oder negativ-rechts, denn die Zweckmässigkeit, welche die erste abflachende Tendenz, wo nicht hervorrief, doch begünstigte, konnte dann auch die Scheibenform als die brauchbarste stabil machen und das unpraktische Hinüberpendeln nach der anderen Seite verhindern. Plate geht daher mehr constructiv-ontogenetisch vor. Man kann sich in der That an den Abbildungen in Fig. 8A oder F leicht vorstellen, dass der Bruchsack, der nach rechts heraustritt, entweder schräg nach oben sich richtet, oder in einer Ebene bleibt oder schräg nach unten sich neigt; in ersterem Falle haben wir eine rechts gewundene, im zweiten eine scheibenförmige, im dritten eine hyperstrophische Schale. Es leuchtet ein, dass die letzte Modification sich leichter bei schwimmenden Formen bilden kann als bei kriechenden, da die letzteren mit ihrem Fussende dem nach unten vordringenden Gewinde ein Hinderniss entgegenstellen.

3. Alloiostrophe Schalen.

Unter diesen verstehe ich solche, bei denen zwar der Sinn der Aufrollung constant bleibt, aber die Richtung oder der Parameter wechselt. Die Schale ist also durchweg entweder rechts oder links gewunden, aber die verschiedenen Abschnitte bilden keine continuirliche Schraubenfläche. Die Aenderungen können allmähliche oder plötzliche sein. Unter günstigeren Ernährungsbedingungen kann das Wachsthum sich so steigern, dass die Schale auf einmal viel weiter wird; gewöhnlich zeigt dann der Apex noch das engere Gewinde *(Carinaria, Parmacella)*. Schwimmende Lebensweise bringt allmählich Abflachung hervor *(Atlanta)*. Pelagische Jugendformen haben oft eine besonders angepasste Schale, die der definitiven,

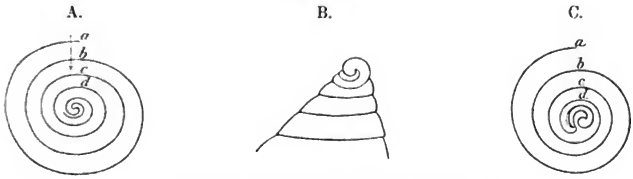
Digitized by Google

wie sie nachher in der Litoralregion ausgebildet wird, als fremdartiger Apex aufsitzt. Oft wird der Mündungsrand aus der normalen Richtung abgebogen, in Anpassung an die Unterlage; oder die jüngeren Umgänge entfernen sich von den älteren, werden frei und wachsen zu einer Röhre aus in verschiedenster Krümmung (Vermetiden, *Magilus*, Caeciden). Die Ursachen können sehr verschiedene sein, ganz abgesehen von teratologischen Bildungen, die individuell oft vorkommen.

4. Heterostrophe Schalen.

Einige Turritelliden (*Mathilda*), Pyramidelliden (*Odostomia* u. a.), Opisthobranchien (*Actaeon* u. a.) und Pulmonaten (*Melampus*) haben in manchen Arten eine Schale, deren Nucleus oder Apex invers ist gegen die übrigen Windungen, also links gewunden bei rechts gewundener Schale oder umgekehrt. Plate versucht dafür folgende Erklärung zu geben: Bei allen diesen Arten finden wir sehr zahlreiche, eng aneinander anschliessende Windungen an der Spitze des Gehäuses*) (Fig. 9A); in der Figur ist die Embryonalwindung durch stärkeren Druck hervorgehoben. Angenommen, dass sich diese zahlreichen Windungen während der Ontogenie sehr rasch anlegen, während der Nucleus noch von einer wenig

Fig. 10.



Entstehung der Heterostrophie nach Plate.

verkalkten, nachgiebigen Embryonalschale bedeckt ist, so werden diese Windungen (*a, b, c, d*) von vorn nach hinten in der Richtung des Pfeiles einen Druck ausüben, der sich bis in die Embryonalwindung fortpflanzen muss. Ist derselbe genügend stark, so wird er die Embryonalwindung zunächst aufrichten (Fig. 10B) und dann nach der entgegengesetzten Seite hinüberklappen (Fig. 10C) und somit die Heterostrophie erzeugen. Derartige Zwischenstadien mit nautiloid aufgerichtetem Nucleus kommen in der That vor, wie man ebenso bei derselben Art wohl Exemplare mit normalem und solche mit inversem Apex finden kann. Die Heterostrophie erklärt sich demnach aus der raschen Bildung zahlreicher Windungen bei schwacher Verkalkung der Schale während der Ontogenie.

*) Ausnahmen scheinen doch vorzukommen, wie ich unter planktonischen Larven eine fand mit weiter Schale, die einen engen aufgerichteten Apex hat.

Digitized by Google

g) Bedeutung verschiedener Schalenformen.

In den verschiedenen Gastropodenordnungen wiederholen sich gewisse Schalentypen, welche daher hier eine allgemeinere Betrachtung verlangen.

Wiederholt ist darauf hingewiesen worden, dass für den dorsalen Bruchsack, wenn er einmal hervorgestülpt war, keine bessere Form gefunden werden konnte als die Kegelschraube. In ihr lassen sich die Organe am bequemsten um eine mittlere Axe ordnen, ohne dass der Bruchsack übermässig verlängert zu werden brauchte. Dabei fällt das Hauptgewicht in die Nähe des Körpers, also unter möglichst günstige Hebelverhältnisse. Ja man konnte unter der Voraussetzung, dass die Ausstülpung des Intestinalsackes einmal vorhanden war, recht wohl die Torsion und Asymmetrie einzig und allein von diesem statischen Moment der besten Lastvertheilung herzuleiten sich versucht fühlen. Kleine Planorbisarten, denen man das Gehäuse genommen, sind nicht mehr im Stande, zu kriechen, da der Intestinalsack, zwölfmal länger als der Fuss, der für das Gleichgewicht nothwendigen Aufrollung entbehrt (Buchner).

Buchner weist darauf hin, dass in allen Fällen der Spindelmuskel nicht mehr an der Spitze des Gehäuses sich inserirt, sondern an der Spiralaxe, und zwar in allen Altersstufen des Thieres an der Stelle, wo der Schwerpunkt des Gehäuses liegt. So kann das Gehäuse am denkbar leichtesten getragen werden. (Buchner. Die Asymmetrie der Gastropoden in ihren Beziehungen und Wirkungen auf die Lebensäusserungen der schalentragenden Schnecken. Jahreshefte des Ver. für vaterländ. Naturk. Württemberg 1892.)

Vom biologischen Standpunkte theilt Buchner die Schalen in vier Kategorieen:

1. Die Flachschaler. Dahin gehören hauptsächlich die Placophoren, Patellaceen, Capuliden und Haliotiden, dazu *Siphonaria, Ancylus* etc.

2. Die unregelmässig gewundenen, welche durch *Magilus, Rhizochilus, Vermetus* und *Siliquaria* repräsentirt werden.

3. Die Formen mit eingerolltem Gewinde. Die Cypraeiden, Olivaceen, Coniden, Cassiden, Doliiden, Cymbiiden, Pteroceriden, Strombiden, Bullaceen Tornatelliden, manche Oleacinen, Strebelia, manche Auriculaceen.

4. Die Formen mit ausgezogenem Gewinde, welche sämmtliche übrige Familien umfassen würden.

Die erste Gruppe umfasst vorwiegend die alten Repräsentanten der Gezeitenschnecken, mit ihrer Felsenanpassung. Wenig activ, sind sie in Bezug auf Sinneswerkzeuge etc. auf niederer Stufe geblieben.

Die zweite kommt für die Locomotion nicht in Betracht, insofern als die Unregelmässigkeit der Aufwindung (Alloiostrophie s. o.) auf die Eigenheit der anfangs schwärmenden und regelmässigen Jungen zurückzuführen ist, nachher sesshaft zu werden.

Digitized by Google

Bei den übrigen ist von wesentlichstem Einfluss der Winkel, den die Schalenaxe mit der Sohlenfläche bildet; je näher er an 90° herangeht, um so ungünstiger ist er für die Locomotion; je mehr sich dagegen die Schalenaxe der Sohlenfläche parallel stellt, um so vortheilhafter. Bei den Formen der ersten Gruppe ist der Winkel nahezu ein rechter, und die Beweglichkeit der Thiere ist auf ein Minimum herabgedrückt. Die Parallelstellung wird erreicht bei den Schnecken der dritten Gruppe, welche auch die flotteste Bewegung aufweisen.

Das ungünstige Verhältniss der Flachschaler wird von manchen gewundenen Schalen secundär wieder erreicht, indem der Kegel sich abflacht und mit verbreiterter Basis aufliegt (*Solarium, Xenophora* etc.). Auch diese Thiere können nur langsam sein.

Bei den involuten Gehäusen, die in den verschiedensten Tribus sich finden, wird die Schale wieder mehr oder weniger symmetrisch. Dem Zwecke noch besserer Gleichgewichtserlangung dient vielfach ein verdickter, also schwerer äusserer Mundsaum (Cypraeen, Pteroceriden, Auriculiden u. a.). In dem Falle, dass die Zunahme in Absätzen geschieht, wird ein solcher Callus nach dem Abschluss jeder Wachsthumsperiode gebildet, und wir sehen die Verdickungsschwiele zonenweise sich wiederholen, am stärksten bei *Harpa,* doch auch bei *Tritonium, Ranella, Auricula* u. a. Die eingerollte oder verkürzt kegelige, kugelige Form garantirt die leichteste Gehäuseführung nicht nur beim Kriechen, sondern auch beim Schwimmen (Limnaeen u. a.). Auch die grösseren Landformen, welche auf den Blättern der Gebüsche und Bäume sich halten, bevorzugen diese Gestalt der Schale *(Buliminus, Achatina).*

Besondere Schalenverdickungen können verschiedene Ursachen haben. Wenn die Flachschaler die ursprünglichste Anpassung an die Gezeitenzone darstellen, so sind gewundene Schnecken, welche mehr secundär denselben Aufenthalt genommen haben, durch die dicksten Schalen gegen die Angriffe der Brandung geschützt (Litoriniden, Purpuriden, Nassiden, Neritiden etc.). Bei langgestreckten Schalen ist oft der letzte Umgang erweitert, verdickt und wohl noch durch Aufsätze etc. beschwert, um den Schwerpunkt möglichst nahe an den Körper heranzuziehen (manche Cerithiiden, Melaniiden, in weiterem Sinne Limnaeen u. a.). Dass die Schale bei Meeresschnecken wesentlich dicker und schwerer sein darf, als bei terrestrischen, versteht sich bei der Verschiedenheit der Medien, in denen sie leben, von selbst; im Meere wird der grösste Theil des Gewichtes vom Wasser getragen, auf dem Lande so gut wie nichts.

Schnecken mit hoch kegelförmigem Gewinde sind gezwungen, an senkrechten Flächen zu leben (Turritelliden, Clausiliiden). Höchstens ganz kleinen Formen ist bei der allgemein günstigeren Oeconomie der kleinen eine Ausnahme gestattet.

Die Bedeutung der flach tellerförmigen Schale für die Bewegung zwischen dichtem Pflanzenwuchs, in engen Spalten u. dergl. ist schon erwähnt (Planorbiden, flache *Helices,* Campyläen etc.).

Digitized by Google

h. Secundäre Schalenumbildungen.

Nicht selten wird die bereits gebildete Schale nachträglich noch vom Thiere verändert. Langgestreckte Kegelschrauben werfen im Interesse günstigerer Gleichgewichtsbedingungen ihre Schalenspitze einmal oder wiederholt ab, unter Absonderung einer Querscheidewand, die nunmehr den oberen Verschluss bildet (Cäciden, Stenogyren, manche Clausilien).

In vielen Fällen macht sich eine gewisse Leichtigkeit in der Ausnutzung des Kalkvorrathes bemerkbar. Wo eine starke Aussenschicht zum Schutze oder aus Gleichgewichtsansprüchen erforderlich ist, wird der Kalk, der in den älteren Umgängen bereits gebildet war, wieder aufgelöst und nach der Oberfläche der jüngsten Schalentheile geworfen, so dass die früheren Umgänge schliesslich um ein Vielfaches dünner sind als die späteren. Selbstverständlich kann sich's hier vorwiegend um eingerollte Schalen handeln, bei denen die älteren Schalentheile nach innen zu liegen kommen (Cypräiden, Coniden, Auriculaceen). Auch schon gebildete Mündungsverdickungen werden dann gelegentlich wieder resorbirt (Cypräiden).

Eine weitere Stufe in dieser Richtung bilden die Schalen, bei denen die älteren Umgänge nicht nur wieder verdünnt, sondern durch Resorption ganz oder zum Theil beseitigt werden, wie *Crucibulum*, Neritiden, Auriculiden, *Parmarion*.

Das Extrem dieser Reihe bilden Schalen, wo der resorbirte Kalk nicht einfach zur Verstärkung des letzten, jüngsten Umgangs verbraucht, sondern an atypischer Stelle zur Ablagerung kommt, bei Neritiden als callöse Spindelverdickung mit neuer morphologischer Ausgestaltung (Woodward), bei *Terebra*-Arten als Ausfüllung der Gehäusespitze; bei *Terebra maculata* von 20 cm Länge z. B. ist die Spitze auf 3 cm Länge massiv geworden.

Nachträglicher Schalenverlust bei Nacktschnecken kann sich verschiedentlich vollziehen, durch Abwerfen der Embryonalschale, so wie durch Ueberwachsung mit nachheriger partieller Resorption (*Parmarion* s. o.) oder krümeligem Zerfall der Kalktheile (*Arion*-Arten, *Athoracophorus*-Arten).

Bei völliger Rudimentation der Embryonalschale finden sich nicht selten bei marinen Nacktschnecken verschiedenartige Kalkspicula im Innern der Rückenhaut vertheilt. Sie werden wohl als Zerfallstücke der Schale betrachtet (Lang). Aber es ist doch wohl fraglich, ob man die zerstreuten Körperchen morphologisch als Schalentheile nehmen darf. Freilich hängen sie wohl physiologisch und biologisch mit der Disposition der Rückenhaut zur Abscheidung einer schützenden Kalkdecke zusammen.

Eine ganz besondere Larvenanpassung ist die Schwimmschale der Lamellariiden, die nachher abgeworfen und durch eine von ihr völlig unabhängige zarte Kalkschale ersetzt wird.

Digitized by Google

i. Zusammensetzung und Entstehung der Schale.

Wie wir ähnliches schon bei den Polyplacophoren trafen, besteht die Schale im Allgemeinen aus drei Schichten, dem Periostracum, dem Ostracum und dem Hypostracum. Aber die Ausführung im Einzelnen ist so verschieden, dass man wohl nur in der Minderzahl der Fälle eine scharfe Definition geben kann, welcher Antheil jeder Schicht zuzurechnen sei. Häufig fehlt das Periostracum, z. B. bei den Cypräiden, manchmal aber wohl nur scheinbar, da nach Auflösen des Kalks eine Conchiolinmembran zurückbleibt. Die Grenze aber zwischen Ostracum und Hypostracum verwischt sich noch leichter. Genetisch macht die Unterscheidung keine Schwierigkeiten, denn das Periostracum und das Ostracum werden am Mantelrande abgeschieden, das Hypostracum von der ganzen Mantelfläche, wenn man anders diesen Namen nicht bloss der Faltenbildung, sondern der ganzen von ihr umschlossenen Rückenfläche zugestehen will. Bei den alterthümlichsten Formen macht sich die Trennung der Schichten am leichtesten, denn das Periostracum besteht aus Conchiolin, das Ostracum aus weissem Kalk und das Hypostracum aus völlig faserigem oder wellig blättrigem Kalk, d. h. aus Perlmutter. Da aber namentlich die Perlmutterschichte häufig nicht mehr zur Ausbildung kommt, sondern durch weissen oder auch einfarbig bunten Kalk ersetzt wird, so fehlt eine scharfe Grenze gegen das Ostracum.

Wie die Embryonalschale zunächst nur aus dem Periostracum besteht, so kann dieses noch weiterhin, namentlich im Interesse der Leichtigkeit bei schwimmenden Formen (Pteropoden, pelagischen Prosobranchienlarven), allein oder so gut wie allein die ganze Schale constituiren. Complicationen giebt es von mancherlei Art. Farbdrüsen des Mantelrandes färben das Ostracum, doch können ebenso farbige Zeichnungen im Periostracum vorkommen *(Patula)*, wie auch das Hypostracum bisweilen ein diffuses Pigment enthält (Strombiden, Purpuriden).

Noch schwieriger ist wohl das Urtheil, wie in Wahrheit die erste Schale zu Stande gekommen sei. Die Construction des Urmollusks erfordert eine flache Rückenschale, ontogenetisch aber erfolgt der erste Anfang in einer eingesenkten Schalendrüse, wie bei den Scaphopoden. Mir ist keine Arbeit bekannt, welche diesen Gegensatz zwischen Theorie und Praxis auszugleichen versucht. Verwendet man ihn wenigstens in dem Sinne, dass man das embryonale Conchiolinhäutchen, welches in der Ontogenie als erstes Schälchen erscheint, in seiner jetzigen Form als eine känogenetische Erwerbung betrachtet, dann kann wohl die Structur der übrigen Schalentheile zu einer anderen Annahme Anlass geben. Man sieht wohl, dass bei der jungen Larvenschale sehr früh, so lange sie noch ganz jung ist, feine Knötchen und Härchen diffus auf dem Häutchen vertheilt sind (Prosobranchien, Tectibranchien). Diese können als Haar- oder Stachelbildungen gedeutet werden, welche zunächst von einzelnen Zellen oder Zellgruppen des Mantelrandes secernirt sind. Ihr Zusammen-

Digitized by Google

schluss unter gleichzeitiger schwächerer Secretion der Zwischenzellen konnte die Schale ergeben. Auf diese Weise wäre der Gegensatz aufgehoben zwischen den Aculiferen oder Amphineuren und den Conchiferen, zu welchen alle übrigen Mollusken gehören (Hatschek s. o.). Die Gastropoden geben wohl am ehesten, ja wohl allein Anlass zu solcher Auffassung.

k. Die Musculatur.

Der Entstehung des Spindelmuskels ist oben gedacht. Mir will es aber scheinen, als ob die Theorieen etwas stark schematisch verführen. Ebenso erheischt die Musculatur der Sohle, soweit sie bei der Bewegung mitwirkt, besondere Beachtung.

1. Der Spindelmuskel.

Wo ein Operculum und mithin ein Metapodium da ist, soll der Columellarmuskel von der Spindel nach dem Deckel verlaufen (Lang), denn der Deckel wird zuletzt in die Schale zurückgenommen. Das allein widerstreitet schon der Annahme, dass sich von zwei Retractoren nur der eine erhalten habe, da der Deckel ein unpaares Organ in der Mediane ist. Es ist nicht einzusehen, warum eine Musculatur, welche im wesentlichen hinter dem Mantel gelegen ist, mit den Eingeweiden bei der Aufwindung in einseitigen Conflict gerathen sein sollte. Anders bei fehlendem Operculum. Hier wird als Spindelmuskel eine Fasermasse genommen, welche von der Schale herunter in den Fuss zieht. Die allerdings musste zweiseitig geordnet sein und passt somit zu den obigen Erörterungen, d. h. die eine Seite wurde bei der Aufrollung der Mantelorgane rudimentär. Mag man den Deckel für ein ursprüngliches zweites Schalenstück halten oder für eine secundäre Erwerbung, auf jeden Fall ist der Columellarmuskel bei den deckellosen und den gedeckelten Gastropoden ein ganz verschiedenes Ding. Bei den Stylommatophoren zeigt sich ausserdem der Muskel, welcher doch einseitig entwickelt sein müsste, da das Operculum fehlt, in wechselndem Umfange aus rechten und linken Bündeln von gleicher Stärke zusammengesetzt; allerdings ist die einheitliche Wurzel asymmetrisch etwas verschoben. Somit kommt diesem Spindelmuskel kein bestimmter morphologischer Begriff zu, sondern er erscheint als eine Differenzirung des allgemeinen Hautmuskelschlauches, welche je nach den Umständen wechselt.

2. Die locomotorische Musculatur.

Ich bin früher durch die Untersuchung der Kriech- oder besser Gleitbewegung der Pulmonaten zu einer sehr abweichenden Ansicht gekommen, die darauf hinausläuft, dass die Schnecken nicht durch contractile, sondern durch extensile Längsfasern in der Sohle sich vorwärts bewegen. Wie zu erwarten war, sind von verschiedenen Seiten Einwände vorgebracht worden, von Graber, Sochaczewer, Haller, Thiele. Gegen die

Digitized by Google

ersteren habe ich mich bereits vertheidigt und kann den anderen Herren nur entgegnen, dass ich eine Debatte auf Grund der Einwürfe nicht für opportun halte. Meine Ueberzeugung, von der ich bei gewissenhafter Prüfung bis jetzt nicht abgehen kann, ist gewonnen an den Landschnecken, die in der Luft die grösste Last zu tragen und daher in ihrem Locomotionsorgan durch Differenzirung die am höchsten gesteigerte Leistung erreicht haben. Die Einwände beziehen sich aber bloss auf aquatile Schnecken, und die Bewegung wird meist so erklärt, wie bei Würmern etwa von gleich niedriger Organisationsstufe der Haut, also Platoden, d. h. gar nicht; denn vom Kriechen der Würmer mit einem complicirten Hautmuskelschlauch haben wir keine Schätzung für die einzelnen Componenten. Eine Klärung wird erst möglich sein, wenn die Kritik sich bis ins Detail auf die Prüfung der Stylommatophorenbewegung einlässt. Da ich auf die einzelnen Beweise erst bei den Lungenschnecken eingehen kann, so sehe ich mich doch veranlasst, an dieser Stelle wenigstens die Theorie selbst kurz auseinanderzusetzen, da sie die verschiedensten Gastropoden betrifft.

Bewegungsform. Hier kommt bloss die allgemeine Grundlage in Betracht, nicht die einzelnen Modificationen. Der gemeinsame Locomotionsmodus in den verschiedenen Gruppen ist nun das Gleiten, besondere Modificationen sind das Schwimmen (bei Larven durch Cilien, bei Erwachsenen durch allerlei Flossenbildung, die von Para- oder Epipodien ausgeht) und das Springen (Strombiden). Eine Abart des Schwimmens fällt unter die Gleitbewegung, das Kriechen nämlich an der Oberfläche des Wassers in umgekehrter Lage, die Sohle nach oben. Die Schnecke gleitet auf der Unterlage, indem die Theile der Sohle, die mit ihr einmal in Berührung gebracht sind, an ihr sich fortschieben, ohne den Contact aufzuheben. Es handelt sich also nicht um abwechselndes Loslösen, Vorwärtsstrecken und Wiederbefestigen einzelner Stützpunkte, sondern um eine Weiterbeförderung der Contactfläche in ihrer Ebene. Dabei ist wesentlich, dass die Sohle, einmal durch Blutschwellung auf ihre maximale Ausdehnung gebracht, während der Bewegung ihren Umriss nicht ändert, selbstverständlich unter der Voraussetzung, dass die Bewegung auf ebener Unterlage geradeaus gerichtet ist. Sie kann sich sogar noch wesentlich verbreitern, wenn der Eingeweidesack mit der Schale auf Hindernisse stösst (bei Belastung, Anstossen gegen Vorsprünge oder dergl.).

Ursachen des Gleitens. Solches Gleiten kann auf mehrfache Weise zu Stande kommen, einmal durch eine nach hinten gerichtete continuirliche Secretion, wobei das Secret die Stütze abgiebt, welche den Organismus nach vorn schiebt, sodann durch Cilien. Der erste Modus kommt wohl bei kleinen Geschöpfen vor, wie Diatomeen und Gregarinen, der zweite bei Turbellarien. Jener schliesst sich von selbst aus, wegen der Grösse der meisten Gastropoden, der zweite aus demselben Grunde bei allen Formen von grösserem Umfange. Aber auch bei Turbellarien dürfte die Wimperung nicht durchweg genügen, sondern die Musculatur greift ein, wie bei den Schnecken, und da es sich um die gleiche mor-

Digitized by Google

phologische und demnach gleiche ökonomische Grundlage handelt, zeigt wahrscheinlich auch bei den Platoden, namentlich bei den unter den schwierigen Verhältnissen der freien Luft lebenden Landplanarien, die Musculatur die entsprechende Modification.

Die locomotorischen Gewebselemente. Dass Blutschwellungen bei der Bewegung betheiligt sind, steht ausser Zweifel. Doch lässt sichs in keiner Weise begründen, dass dadurch die Verschiebung der Sohle nach vorn geleistet wird. Die Arterien der Sohle sind nicht stärker als im übrigen Körper, und besondere Einrichtungen zu einem regelmässigen Umlauf, der einen fortdauernden Druck nach vorn bewirken könnte, fehlen. Transversale Flächenmuskeln sind hier und da über der Sohle vorhanden, um einen erhöhten Blutdruck zu erzeugen *(Cyclostoma)*, aber nur im allgemeinen in der Sohle, nicht zur Regelung eines continuirlichen Umlaufs; und wo an den abführenden Sinus Reihen von Sphincteren vorkommen (Vaginuliden), dienen sie nachweislich zur Schwellung der einzelnen Soleolae, in welche die Sohle durch zahlreiche Querfurchen getheilt ist. Die Quermusculatur der Sohle, welche vielleicht einen Blutstrom regeln könnte, wird dadurch ausgeschlossen, dass die seitlichen Umrisse der Sohle sich bei der Locomotion nicht ändern.

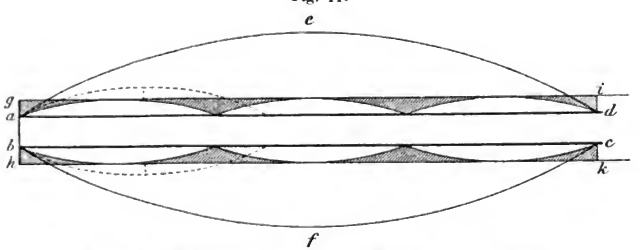
Es bleiben somit die Muskelfasern selbst. Die transversalen schliessen sich aus dem oben angegebenen Grunde aus, ebenso die diagonalen. Alle Fasern aber, die im Hautmuskelschlauche nicht in Ebenen, parallel zur Sohlenfläche, liegen, können nur dazu dienen, entweder das Thier saugend gegen die Unterlage zu drücken oder die Retraction ins Haus zu bewirken; auf jeden Fall regeln sie die Beziehung zwischen der Sohlenfläche und dem übrigen Körper, nicht die Bewegung der Sohle. Es wird das um so deutlicher bei Formen, welche keinen Deckel haben, bei aufgewundenem Gehäuse; hier strahlen die Fasern des Spindelmuskels in den verschiedensten Richtungen schräg in die Sohle aus (s. o.) und fallen der Richtung nach mit den eben genannten, die Anfang und Ende im Integument finden, zusammen, und somit auch der Wirkung nach. Es bleiben also nur die Längsmuskelfasern, wie schon ältere französische Arbeiten als selbstverständlich ansehen. Den schärfsten Beweis liefern solche Stylommatophoren, welche nur das mittlere Drittel der Sohle, der Länge nach, zur Locomotion verwenden und dabei dieses Bewegungsfeld frei von allem Pigment haben (*Limax maximus* u. a.). Soweit die Untersuchungen reichen, biegen die Längsfasern mit ihren Enden unter sehr spitzem Winkel schräg in das Epithel ein.

Thätigkeit der locomotorischen Längsmuskelfasern. Wenn das Gleiten darauf hinausläuft, dass die Sohle sich fortwährend vorn verlängert und hinten um den gleichen Betrag verkürzt, und wenn diese Veränderung durch Längsfasern bewirkt wird, so ist das nur möglich dadurch, dass die Fasern selbst in der Thätigkeit sich verlängern, dass sie extensil sind und nicht, wie gewöhnliche Muskelfasern, contractil. Theoretisch lässt sich eine solche scheinbar aller Erfahrung widersprechende

Digitized by Google

Bewegungsform aus der Thatsache herleiten, dass die erregende Nervenleitung um ein Vielfaches langsamer functionirt als bei anderen Muskeln, z. B. denen der Wirbelthiere. Es folgt das einfach aus der Beobachtung der Geschwindigkeit der locomotorischen Wellen in der Sohle eines am Glase gleitenden Stylommatophoren. Welche von den manchfachen Hypothesen der Muskelwirkung man annehmen mag, ist gleichgültig. Immer läuft der Vorgang darauf hinaus, dass innerhalb der Fasern eine Erhärtung, bezw. Gerinnung statt hat, und dass der geronnene Theil bauchig anschwillt. Die einfachste mechanische Erklärung der Anschwellung wird die sein, dass die activen Theile in der Faser zugleich mit der Veränderung des Aggregatzustandes eine Volumszunahme erfahren und daher sich der Kugelform nähern, woraus in jedem Falle der gleiche Muskelbauch hervorgeht. Wieviel die Zunahme beträgt, kann dahingestellt bleiben. Eine Theorie wird damit rechnen müssen, dass sie constant ist. Nehmen wir beispielsweise an, sie betrüge das Doppelte, die Reizleitung

Fig. 11.



Schema zur Erläuterung der extensilen Faser (vergl. den Text).

sei aber in dem einen Falle dreimal so schnell als wie in den anderen, so würde die durch die starken Contouren bezeichnete Faserstrecke *a, b, c, d* im ersten Falle in die bauchige Form *a c d c f b* übergehen, im zweiten aber in die drei ähnlichen, aber viel kleineren Muskelbäuche. Im ersteren Falle müsste eine Verkürzung in dem Maasse eintreten, in welchem der grosse Muskelbauch *a e d c f b* das doppelte Volum *g h k i* der Faser *a b c d* an Raum übertrifft, oder der Muskelbauch müsste so kurz werden, dass sein Volum dem Volum *g h k i* gleich wäre. Im zweiten Falle dagegen erreicht das Volum der drei Muskelbäuche das doppelte Volum *g h k i* nicht, sondern bleibt um den Betrag der schraffirten Stellen dahinter zurück. Dieser Betrag kann aber nur in einer Verlängerung der Faser zum Ausdruck kommen, und zwar nach dem Faserende zu, das in der Richtung der Reizleitung liegt, d. h. da die locomotorischen Wellen stets von hinten nach vorn ziehen, am Vorderende. Es versteht sich von selbst, dass die Volumzunahme zu hoch angenommen ist; dafür ist aber auch in Wahrheit der Unterschied zwischen einer gewöhnlichen Muskelcontraction

Digitized by Google

und der Geschwindigkeit der locomotorischen Wellen ein viel mal grösserer, so dass die Rechnung in jedem Falle mit der Sicherheit stimmt, die überhaupt bei derartigen Untersuchungen bis jetzt zu erreichen ist.

Optimum der Geschwindigkeit. Es leuchtet ein, dass es nach dieser Theorie ein Optimum der Erregungsgeschwindigkeit geben muss, bei welchem die extensilen Muskelfasern das Maximum ihrer activen Verlängerung erreichen. Unterhalb desselben nimmt der Effect selbstverständlich ab, weil auf die Zeiteinheit ein immer geringerer Ausschlag entfällt, bis zu Null herunter. Oberhalb des Optimums vermindert sich der Betrag der Extension, wenn etwa, im obigen Beispiele, die kleinen Muskelbäuche einen breiteren Querschnitt erreichen, als dem doppelten Volum *g h k i* der Faser entspricht. Die Extension muss gleich Null werden, sobald die Geschwindigkeit der Erregung so gross wird, dass der in der Zeiteinheit gebildete Muskelbauch gleich ist dem doppelten Volum der erregten Faserstrecke, die ihn eben bildet. In der Figur würde das ungefähr eintreten bei dem punktirten Umriss. Wird die Geschwindigkeit noch grösser, dann schlägt die Extension in Contraction um, und der Effect wächst nunmehr stetig mit der Schnelligkeit der Erregung. (Bei dieser Darstellung, welche den Vorgang in seine Componenten zu zerlegen sucht, verschlägt es nicht, dass in Wirklichkeit nicht einzelne Bäuche sprungweise hintereinanderliegen, sondern dass die Welle continuirlich sich fortschiebt; die Rechnung würde dasselbe Resultat ergeben, die Darstellung aber weniger durchsichtig sein.)

Thatsachen, welche mit solcher Theorie in bestem Einklang stehen, giebt es besonders zwei, von der directen Beobachtung der Wellen abgesehen: die geringe Leistungsfähigkeit der locomotorischen Musculatur und die Erscheinung der Ueberhastung. Trotzdem man über die ganze Sohle ein energisches Muskelspiel von hinten nach vorn ziehen sieht und somit doch ein relativ sehr bedeutender Flächenmuskel thätig ist, bleibt die Gleitgeschwindigkeit der Schnecken so gering, dass sie im günstigsten Fall das Thier in einer Minute nur ein paarmal so weit fördert, als dasselbe lang ist. Das entspricht der Theorie insofern, als nur ein Theil der Volumzunahme oder Expansion zur Extension der Faser verwandt wird, der Haupttheil aber zur bauchigen Anschwellung.

Die Ueberhastung zeigt sich darin, dass nach statistischem Ausweis die höchste Geschwindigkeit, welche die locomotorischen Wellen bei besonderer Erregung erreichen*), nicht mit der höchsten Geschwindigkeit des Thieres zusammenfällt. Diese nimmt vielmehr oberhalb eines gewissen Optimums wieder ab.

Bedeutung der vorderen Ablenkung der locomotorischen Fasern nach der Sohle. Die Längsfasern sind, wie wir sahen, Bogenfasern. Dass bloss Längsfasern die locomotorischen sein können, folgte

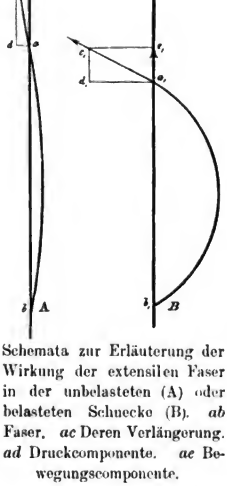
*) Es mag darauf hingewiesen werden, dass solche Reize nur in gewissen mässigen Grenzen sich anwenden lassen, bei Landschnecken namentlich Untertauchen unter Wasser. Jeder stärkere Reiz veranlasst bekanntlich die Gehäuseschnecken zur Retraction ins Haus.

Digitized by Google

zum guten Theil aus der Abhängigkeit der von hinten nach vorn ziehenden locomotorischen Wellen auch bei beliebiger Verkürzung und Verbreiterung der Sohlenfläche. Solche tritt namentlich ein, wenn der Spindelmuskel durch irgendwelchen Zug an der Schale zu verstärkter Thätigkeit angeregt wird, bei senkrecht in die Höhe kriechenden Landschnecken z. B. durch Belastung; denn der verkürzte und verbreiterte Sohlenumriss entspricht der möglichsten Verkürzung der nach allen Seiten in die Sohle ausstrahlenden Fasern des Musculus columellaris. Bei dieser Sohlenform müssen aber die für gewöhnlich bogenförmigen Längsfasern (Fig. 12 A) zu stärker gekrümmten Bogen (B) sich aufrichten.

Für gewöhnlich zerlegt sich der schräg gegen die Unterlage geführte Stoss *ac* der das Vorderende verlängernden Faser in eine grössere Bewegungscomponente *ae* parallel zur Unterlage, und eine kleinere Druckcomponente *ad* senkrecht zu derselben. An der freigehaltenen oder der Oberfläche des Wassers zugekehrten Sohle ist es diese Componente *ad*, welche die Welle aus der Sohlenfläche hervortreten lässt. Bei der verkürzten Sohle B nimmt die Bewegungscomponente *a e*, ab zu Gunsten der Druckcomponente *a d*, welche um so grösser wird, je steiler das Vorderende der Faser sich aufrichtet. Schliesslich fällt *a c*, mit *a d*, zusammen, d. h. der ganze Stoss wird bloss gebraucht, um den Adhäsionsdruck zu erhöhen, ohne dass die Schnecke vorwärts kommt. Diese Ableitung entspricht den Thatsachen insofern vollkommen, als ein senkrecht emporkriechendes Gastropod trotz stetig gesteigertem Wellenspiel bei Belastung der Schale (durch angeklebte Gewichte) und damit verkürzter und verbreiterter Schale immer langsamer vorwärts kommt und schliesslich nur noch auf derselben Stelle sich zu halten vermag, bis es zuletzt abrutscht.

Fig. 12.



Schemata zur Erläuterung der Wirkung der extensilen Faser in der unbelasteten (A) oder belasteten Schnecke (B). *ab* Faser. *ac* Deren Verlängerung. *ad* Druckcomponente. *ae* Bewegungscomponente.

Differenzirung der locomotorischen Wellen. Bei allen Prosobranchien und allen Wasserschnecken verlaufen die Wellen diffus über die ganze Sohle, wie bei einem im Winde wogenden Aehrenfeld. Bei den Stylommatophoren dagegen sind die Wellen in Querlinien geordnet, sodass immer eine bestimmte Anzahl gleichzeitig von hinten nach vorn über die Sohle hinziehen. Besondere Einrichtungen sind bei den einzelnen Gruppen zu besprechen.

Grenzen der Untersuchung. Leider scheint es vor der Hand kaum möglich, das interessante Problem experimentell völlig klar zu

Digitized by Google

legen, aus drei Gründen: 1) In der Sohle durchflechten sich Muskelfasern von ganz verschiedenen Richtungen, die man nicht einzeln zeigen kann; 2) die Muskelfasern sind glatt, höchstens mit Uebergängen zu Querstreifung, und insofern wenigstens nicht ganz so bequem zum Experiment wie die quergestreiften; 3) in der höchsten Ausbildung, bei den Stylommatophoren, unterliegen die locomotorischen Wellen einem sympathischen Nervensystem, welches besondere kleine Ganglien in der Sohle hat und im übrigen von den Pedalganglien aus erregt wird. Der Wille hat nur insofern Einfluss, als er Anfang und Ende des Wellenspiels auslöst, und wie bei unserem Sympathicus, eine gewisse mässige Beschleunigung zulässt. Solange die Wellen in Thätigkeit sind, verlaufen sie völlig unwillkürlich von hinten nach vorn, während Biegungen des Körpers durch andere Fasern des Hautmuskelschlauchs besorgt werden. Wer experimentell weiter vordringen will, was sehr wünschenswerth wäre, wird in erster Linie mit diesen Schwierigkeiten, namentlich 3 und 1, rechnen müssen.

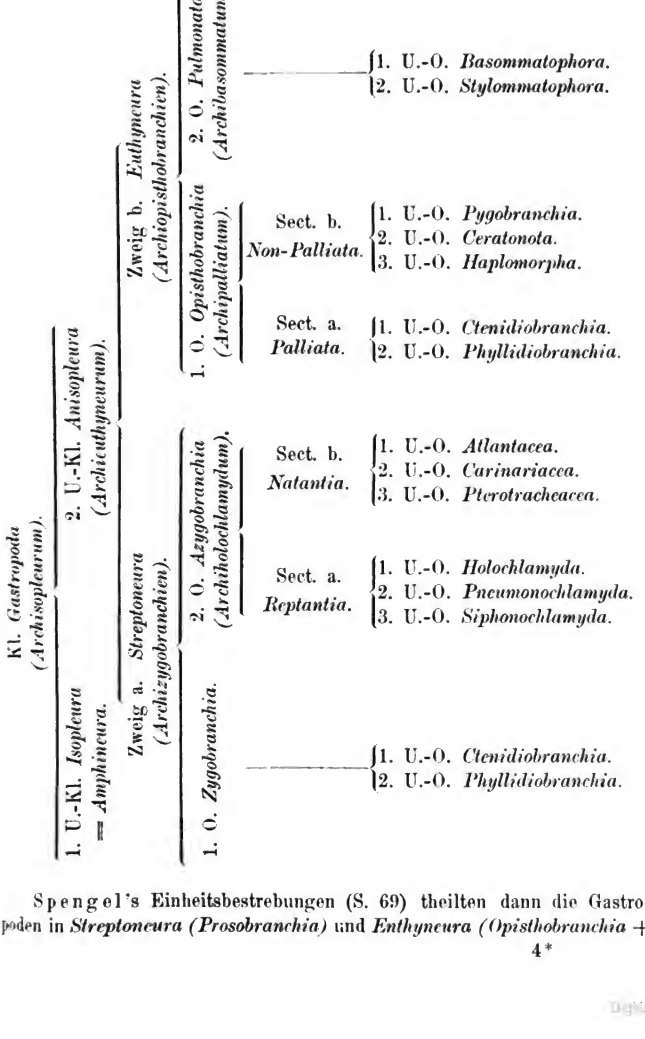
Muthmaassliche Entstehung der extensilen Muskelfasern. Wenn das hypothetische Urmollusk wirklich in der Gezeitenzone mit ihrer Wasserbewegung entstand, so wurde die ganze Bauchseite des Hautmuskelschlauchs als Saugnapf gebraucht. Der Wunsch vorwärts zu kommen, also das Vorderende vorwärts zu schieben, konnte nur erfüllt werden, indem die Wirkung des Saugnapfes oder der Saugscheibe sich stetig erhielt. Dadurch wurden von der Locomotion ausgeschlossen alle Fasern, die zur Sohlenfläche nicht parallel stehen und zum Saugen dienten, ebenso aber auch alle transversalen und diagonalen Fasern in der Horizontalebene, weil ihre Contraction den Sohlenumriss geändert und währenddem die Saugkraft herabgesetzt haben würde. Somit blieb dem Bewegungsbedürfniss, d. h. dem Willen nichts übrig, als ganz allmählich durch Erregung auf das Vorderende zu wirken. Die Langsamkeit der Erregung hatte nach dem Vorstehenden die Extension der vorderen Faserenden zur Folge, vielleicht bei den Längsfasern so gut wie bei den schrägen. Zweckmässigkeitsgründe bewirkten, wie überall, Auswahl, bloss die Längsfasern wurden extensil; und indem nach und nach immer weiter nach hinten gelegene Strecken dieser Längsfasern in die locomotorische Thätigkeit hineinbezogen werden, schob sich der ganze Saugnapf vorwärts, ohne seinen Umriss zu ändern. Noch jetzt sehen wir, der Phylogenese entsprechend, die locomotorischen Wellen ihre Intensität stetig nach dem Vorderende zu steigern.

I. Eintheilung der Gastropoden.

v. Jhering's Ansichten über den doppelten Ursprung der Schnecken aus Platymalakien und Arthromalakien und die entsprechende Eintheilung in Platycochliden und Arthrocochliden mit den verschiedenen Modificationen, welche der Autor selbst seinem System mit der Zeit angedeihen liess, sind in der Einleitung gewürdigt (S. 67 und 92). Ich für meine Person möchte sie als einen Ausdruck auffassen für die Thatsache, dass die

Digitized by Google

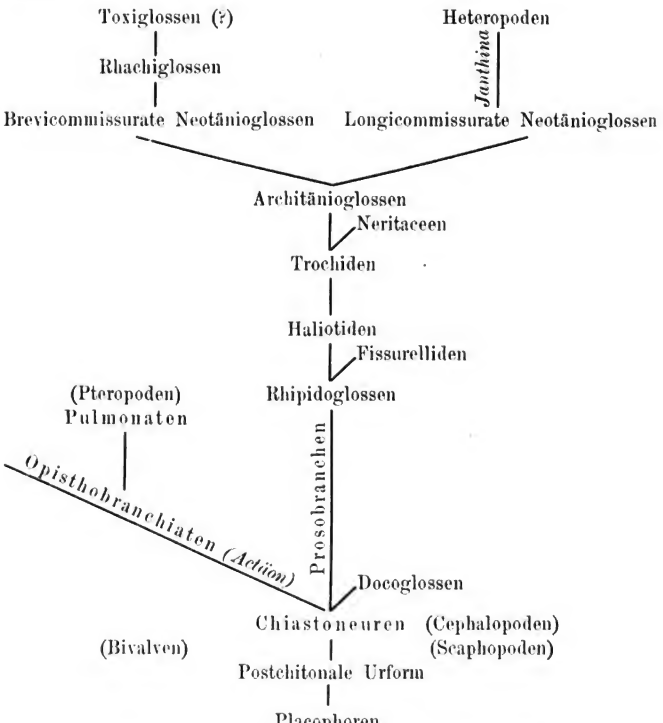
Prorhipidoglossen, wohl weniger einheitlich gestaltet als unsere theoretischen Constructionen, in einer ähnlichen Richtung von den Plathelminthen aus sich entwickelten, wie die, welche von denselben zu den Anneliden führte; daher wir bald auf directem Wege, bald als Rückschlagsbildungen Anklänge nach den verschiedenen Seiten finden.



Spengel's Einheitsbestrebungen (S. 69) theilten dann die Gastropoden in *Streptoneura (Prosobranchia)* und *Enthyneura (Opisthobranchia* +

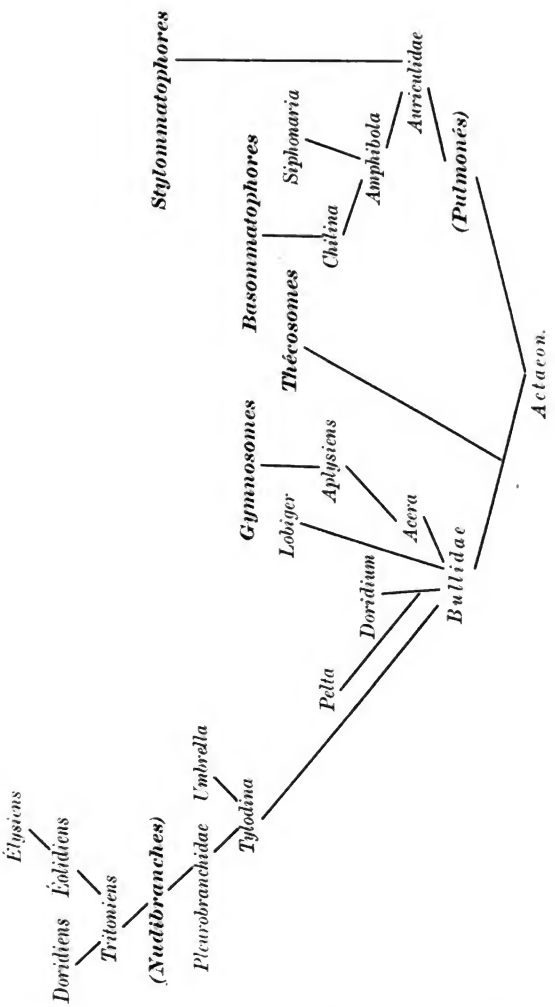
Digitized by Google

Pulmonata). Der Vorschlag Lacaze-Duthiers', auf Grund des Nervensystems eine veränderte und weiter durchgreifende Classification zu gründen (S. 78), hat keinen praktischen Erfolg gehabt und kann daher bei Seite gelassen werden. Im Grossen und Ganzen sind Spengel's Ansichten in Geltung geblieben, nur in Bezug auf die gegenseitige Abhängigkeit der verschiedenen Gruppen haben sich die Ansichten sehr verschoben. Lankester's System (S. 72 ff.) rechnet in Bezug auf die Schnecken mit einer Reihe ausgestorbener Zwischenformen, nicht weniger als sieben: gerade der Vergleich dieser vor dreizehn Jahren gegebenen Eintheilung mit den inzwischen gewonnenen Anschauungen zeigt den Fortschritt, so gut wie manche Unsicherheit, daher ich zunächst Lankester's Uebersicht nochmals voranstelle, zugleich darauf hinweisend, dass die Pteropoden gar nicht eingeschlossen sind.



Gastropodenstammbaum nach Haller (1894).

Digitized by Google



Stammbaum der Euthyneuren nach Pelseneer (1894).

Digitized by Google

Trotzdem dieses System auf Spengel's Arbeit ruht, besitzt es nur noch historischen Werth. Es kommt jetzt wohl nur noch darauf an, zu untersuchen, in welchem gegenseitigen Verhältniss die grossen Gruppen der Vorderkiemer, der Hinterkiemer und der Pulmonaten zu einander stehen, um einen Anhalt für die Reihenfolge und für die Entscheidung der Frage zu finden, ob sie zu gleichem Classificationswerth als Unterklassen oder Ordnungen berechtigt sind, ob wir es mit drei oder vier Ordnungen zu thun haben etc.

Eine Antwort auf diese complicirte Frage scheint mir nur möglich durch ein propädeutisches Eingehen auf die einzelnen Gruppen niederen Werthes, da erst daraus die einigermaassen gesicherten Verbindungen, sowie das Zweifelhafte sich ergeben. Es kommen namentlich drei Stammbäume in Betracht, von Haller, Pelseneer und Plate.

Pelseneer's Untersuchungen betreffen die Opisthobranchien, Pteropoden und Pulmonaten.

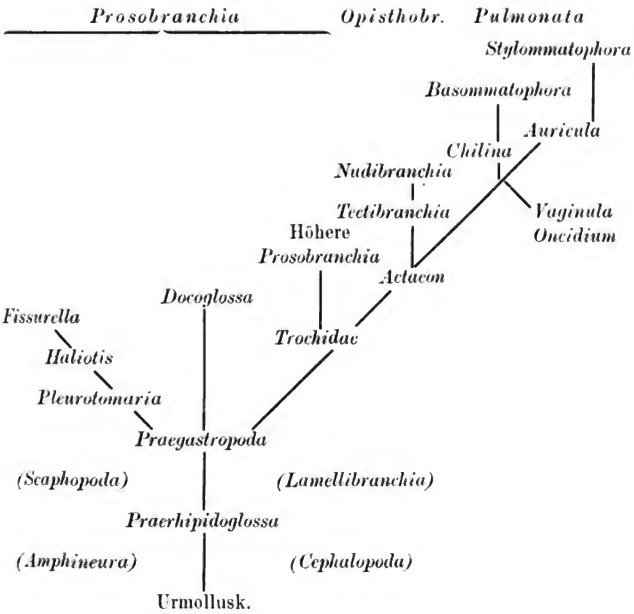
Die grossen Fortschritte, die sich in dieser Aufstellung aussprechen, treten am besten hervor im Vergleich mit den früheren, theils mit der Anordnung von Lankester, theils mit Jhering's letztem System (S. 93), in welchem die *Platymalakia* zu verfolgen sind; ebenso ist die Detaillirung gegenüber des Autors vorhergehenden Arbeiten (S. 95) ausserordentlich weit gediehen.

Plate vereinigt alle vorhergehenden phylogenetischen Versuche unter verschiedenen Abänderungen abermals zu einem Gesammtbilde. Es ergeben sich gerade an den Hauptverzweigungsstellen nicht unwesentliche Differenzen, namentlich mit Haller in Bezug gerade auf die ursprünglichsten Formen der Gastropoden überhaupt, mit Pelseneer nur in Bezug auf die Verwandtschaft der Auriculiden mit den Lungenschnecken. Das Erfreulichste an diesem Stammbaum ist die Thatsache, dass auch hier die drei grossen Gruppen, jede in sich geschlossen, heraustreten. Leider darf ich die Vermuthung nicht verhehlen, dass sich die Gruppe *Vaginula-Oncidium* nicht von der directen Linie abzweigt, welche von *Actaeon* zur Wurzel der Pulmonaten hinführt, sondern möglicherweise von einer anderen Stelle innerhalb der Opisthobranchien. Doch kann daraus wenigstens vorläufig noch kein bestimmter Anlass genommen werden, die Pulmonaten nicht mehr im jetzigen Verbande zu belassen, sondern nach Art der Pteropoden aufzulösen.

Daraus, dass die Gruppen keinen gleichen phylogenetischen Werth mehr haben, sondern dass die Hinterkiemer von alterthümlichen Vorderkiemern, die Lungenschnecken aber von alterthümlichen Hinterkiemern abstammen, kann ein Einwand gegen den gleichen classificatorischen Rang der Gruppen selbstverständlich nicht erhoben werden, so wenig als etwa die Turbellarien aufhören eine Klasse zu bilden, weil sich andere Klassen von Bilaterien von ihnen herleiten. Zudem ist es äusserst bemerkenswerth, dass gerade jene primitiven Formen von allen drei Gruppen sehr nahe auf die gemeinsame Wurzel hin zusammenlaufen, *Actaeon*

Digitized by Google

nämlich und die Trochiden, woraus sich eine sehr frühe Abzweigung der einzelnen Gruppen ergiebt.



Gastropodenstammbaum nach Plate (1895), unwesentlich abgeändert.

Etwas fraglich bleibt nur noch die Nomenclatur. Pelseneer lässt die Bezeichnung *Prosobranchia* für die Vorderkiemer nicht mehr gelten, sondern verlangt *„Streptoneura"*. Ich sehe nicht ein warum. Die Chiastoneurie ist nicht mehr eine Sondereigenschaft dieser Gruppe, da sie auch bei *Actaeon* unter den Hinterkiemern und bei *Chilina* unter den Lungenschnecken vorkommt. Es kann daher nichts ausmachen, wenn gelegentlich unter den Vorderkiemern etwa die ursprünglichen Kieme verloren geht und durch secundäre Kiemen im Umkreis der Schale oder bei Landanpassung durch eine Lunge ersetzt wird. Die Merkmale sind eben durchweg mehr oder weniger flüssig, und es kann so gut wie bei der Klasse nur die phylogenetische Methode entscheiden.

Eine andere Bemerkung scheint mir dringend nöthig; sie betrifft das Grammatikalische. Wir befinden uns in keiner günstigen Klarheit betreffs der Wortbildungen, sowohl der lateinischen als der deutschen. Im

Digitized by Google

Deutschen gehen die Ausdrücke Proso-, bezw. Opisthobranchier, Prosobranchien, Prosobranchiaten und Prosobranchen durcheinander, in unserem Latein *Prosobranchiata* und *Prosobranchia**). Mir scheint, als ob *Prosobranchiata* und *Prosobranchier* zusammengehörten, ebenso die anderen Endungen. Der Kürze wegen (vielleicht um die lateinische Participbildung am griechischen Wort zu vermeiden) ist jedenfalls *Prosobranchia* vorzuziehen, das sicher berechtigt ist, so gut wie *Solenogastres*, *Discoboli*, *Pedipalpi* u. a. Ich schlage also vor:

Latein: Singular: *Prosobranchium sive Prosobranchion*, — Plural: *Prosobranchia*.

Deutsch: Singular: das Prosobranchium, Prosobranchion oder Prosobranch, — Plural: die Prosobranchien.

Demnach besteht trotz aller Neuerungen, welche in der Auffassung der gegenseitigen Abhängigkeit sich ergeben haben, die alte, von Milne-Edwards begründete Eintheilung zu Recht:

Klasse: *Gastropoda* Schnecken
- U.-Kl. *Streptoneura*:
  - I Ordnung: *Prosobranchia*, Vorderkiemer.
- U.-Kl. *Euthyneura*
  - II. Ordnung: *Opisthobranchia*, Hinterkiemer.
  - III. Ordnung: *Pulmonata*, Lungenschnecken

Literatur-Uebersicht.

An dieser Stelle dürfte es angezeigt sein, eine Reihe von Arbeiten mit zu verzeichnen, welche nicht nur von den Gastropoden handeln; so werden die meisten Faunen hierher gehören, ebenso vieles Morphologische. Um das Verzeichniss indess nicht über Gebühr anschwellen zu lassen, habe ich mich auf die Literatur unseres Jahrhunderts beschränkt, auch die meisten, zumal modernen Abhandlungen, welche nur neue Arten bringen, weggelassen, trotzdem ich mich dadurch in Gegensatz bringe zu anderen Theilen dieses Werkes. Freilich beruhen oft die werthvollsten Bereicherungen unserer faunistischen Kenntnisse auf blossen Artbeschreibungen, und in diesem Falle durften sie nicht übergangen werden. Unterlassen musste ich ferner im Interesse der Raumersparniss in den meisten Fällen, alle Supplemente und Nachträge zu den einzelnen Arbeiten anzugeben, trotzdem sie bisweilen den wesentlichsten Theil ausmachen. Dass ich mich bei der Zusammenstellung der paläontologischen Literatur beschränkt habe, wird man für selbstverständlich halten müssen.

A. Allgemeines (darunter Geschichte, Verwendung, Verbreitungsmittel etc.).

1. **Acton, Will.,** Conchyliologische Untersuchungen, mitgetheilt von E. von Martens. Malakozool. Bl. III. 1857. p. 194—197.

2. **Adams, A.,** Notes on certain Molluscous animals. Proc. Zool. Soc. London XV. 1847. p. 19—24.

3. —— Description of news shells. Ibid. XVII. 1849. p. 169—170; XIX. 1851. p. 224—225, 276—279; XX. 1852. p. 90—92; XX. 1852. p. 92—95; XXI. 1853. p. 69—74, 173—176; XXII. 1854. p. 130—138, 311—317; XXIII. 1855. p. 119—124, 221—226; z. T. in d. Ann. nat. hist.

*) Von der Schwerfälligkeit, „Vorderkiemener" zu sagen für „Vorderkiemer", sind wir glücklich allgemein zurückgekommen.

Digitized by Google

4. **Adams, C. B.,** Contributions to Conchology. 12. No. Amherst. Mass. and New York. 1849—1852.

5. ——, On the value of the shells of Mollusca for the purpose of distinguishing species and higher groups. Edinb. new philos. journ. LI. 1851. p. 259—267. — Deutsch: Fror. Tagsber. No. 443 (Zool. Bd. II) 1852. p. 217—223.

6. **d'Archiac, Vict.,** La stazione dei Molluschi marine, applicata alla Geologia. Nuov. Ann della Sc. nat. Bologna. 3. Ser. II. 1850. p. 134—148.

7. **Bach, M.,** Conchyliologische Bemerkungen, Verhandlungen naturhist. Ver. pr. Rheinl. VII. 1850. p. 217—221.

8. **Benoit, Luigi,** Ricerche malacologiche. La Farfalleta nuov. ser. I. 1843, p. 171—173, 253—257.

9. **Benson, W. H.,** Notes on the animals of Raphaulus chrysalis, Pupina artata, Otopoma clausum, Helix . . . Ann. nat. hist. (3) IV. 1859.

10. **Bivona, Bernardi Antonino,** Nuovi generi e nuove specie di molluschi. Palermo 1832.

11. ——, Generi e specie di Molluschi descritti—lavori postumi. Giorn. Scienz. lett. ed Arti per la Sicilia. LXI. p. 211—227. XIII. p. 319—324.

12. **Blainville, H. D. de,** Observations sur la différence de la coquille d'individus de sexes différens dans les Mollusques cephalés. Journ. de Phys. XCIV. 1822. p. 92—94.

13. **Bland, Thom.,** Facts and principles relating to the origin and the geographical distribution of Mollusca. Silim. Amer. Journ. (2) XIV. 1852. p. 389—404.

14. **Boll, E.,** Conchyliologische Notizen. Arch. Ver. Fr. Naturg. Mecklenburg. 9 Heft. 1855. p. 158—165.

15. **Broderip, W. J.,** Descriptions and observations of shells. Verschiedene Aufsätze, z. Th. mit G. B. Sowerby. Zool. Journ. III. 1827. V. 1829. Proc. Zool. Soc. London I. 1833. X. 1842.

16. **Cantraine, F.,** Diagnoses de quelques espèces nouvelles de Mollusques. Bull. Acad. Brux. II. 1835. p. 380—401.

17. ——, Diagnoses de 85 espèces . . . l'Institut. IV. 1836. p. 52—55.

18. **Colbeau, J.,** Coquilles univalves prolongées d'une façon singulière par un crustacé. Ann. soc. malac. Belgique. III. 1868.

19. **Collier, Charl.,** General observations on Univalves. Edinb. new philos. Journ. VII. 1829. p. 225—237. Iris 1832. p. 813—816.

20. **Conrad, T. A.,** Description of new species . . ., notes on shells etc. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia. III. 1846. VII. 1854.

21. **Cooke, A. H.,** On the origin of the genera of land and freshwater Mollusca. Conchologist II. 1893.

22. ——, Molluscs. (The Cambridge Nat. History. III.) London 1895.

23. **Cotty, E.,** Note sur des coquilles sénestres. Bull. Soc. Linn. d. Nord de la France. II. 1874—75.

24. **Coupin, H.,** Les Mollusques. Introduction à l'étude de leur organisation . . . 1892.

25. **Coutagne, G.,** Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. Lyon 1895.

26. **Fischer, P.,** Mélanges de Conchyliologie. 6 Pl. Act. Soc. Linnéenne Bordeaux. XIX et XX. 1854—56.

27. ——, Note sur la dissémination des Mollusques d'eau douce. Journ. de Conchyl. XXXIX. 1891.

28. **Gray, Maria Emma,** Figures of Molluscous animals, selected from various authors. London 1842 ff.

29. **Held, Frdr.,** Ein Beitrag zur Geschichte der Weichthiere. Isis 1834. p. 998—1006.

30. **Kew, H. W.,** The dispersal of shells . . . London 1893.

31. **Locard, A.,** Les Coquilles sacrées dans les religions indoues. Ann. Mus. Guimet. Lyon 1884.

32. ——, Histoire des coquillages; leurs applications aux coutumes religieuses, aux arts et à l'économie domestique. Tours 1889.

33. **Orbigny, A. d',** Recherches sur les lois, qui président à la distribution géographique des Mollusques côtiers marins. Ann. sc. nat. (3) Zool. III. 1895. p. 193—221.

34. **Pelseneer, P.,** Introduction à l'étude des Mollusques. Bruxelles 1894.

35. **Pfeiffer, L.,** Monographia heliceorum viventium. Leipzig 1847—58.

36. **Schmeltz, J. D. E.,** Schnecken und Muscheln im Leben der Völker Indonesiens und Oceaniens. Ein Beitrag zur Ethnoconchologie. (Vortrag.) Leyden 1894.

Digitized by Google

37. **Semper, C.,** Reisen im Archipel der Philippinen. II. Wiesbaden 1870 ff.
Opisthobranchien von Bergh. Lungenschnecken von Semper, ergänzt von Simroth. Landdeckelschnecken von Kobelt.

38. **Stearns, R. E. C.,** A study of primitive Money. 9 Pl. Ann. rep. Smithson. Instit. 1887.

39. **Stricker, W.,** Zur Geschichte der Mollusken. Zool. Garten XXX. 1890.

40. **Williams, J. W.,** Land- and Fresh-water Shells, an Introduction to the Science of Conchology. London 1888.

41. ——, **Taylor, J. W.** and **Roebuck, W. D.,** Land- and Fresh-water Shells. 2. ed. London 1892.

B. Allgemeine Morphologie. Classification. Phylogenie.

42. **Blainville, H. D. de,** Bemerkungen über die sexuelle Verschiedenheit der Schale der kopftragenden Mollusken. Meckel's Arch. f. Phys. VII. 1822. p. 571—573.

43. **Bouvier, E. L.,** Sur la torsion et la symmétrie des Gastéropodes. Bull. Soc. philom. Paris (7). XI. 1887.

44. **Buchner, O.,** Die Asymmetrie der Gastropoden in ihren Beziehungen und Wirkungen auf die Lebensäusserungen der schadentragenden Schnecken. Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturk. Württbg. XLVIII. 1892.

45. **Bütschli, O.,** Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden . . . 2 Th. Morphol. Jahrb. XII. 1886.

46. **Edwards, H. Milne,** Note sur la classification naturelle des Mollusques gastéropodes. Ann. Science natur. (3) Zool. IX. 1848. p. 102—112.

47. **Gilchrist, J. D. E.,** On the torsion of the molluscan body. 9 Fig. Proc. R. soc. Edinb. XX. 1894.

48. **Grobben, K.,** Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzgsber. K. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Cl. CIII. 1894.

49. **Jhering, H.,** Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. scientif. France et Belg. XXIII.

50. **Jousseaume, F.,** Quelques cas tératologiques présentés par des Mollusques . . . Bull. Soc. Zool. France. 1882.

51. **Lacaze-Duthiers, H. de,** La classification des Gastéropodes, basée sur la disposition du système nerveux. Compt. r. CVI. 1888.

52. **Lang, A.,** Die Asymmetrie der Gastropoden. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. XXXVI. 1891.

53. **Layard, E. L.,** Mimicry in Mollusca. Journ. of Conchology. VII. 1894.

54. **Macalister, A.,** Observations on the mode of growth of discoid and turbinated shells. Proc. R. Soc. London. XVIII. 1870.

55. **Macdonald, J. D.,** Observations on the natural affinities and classification of Gasteropoda. Proc. R. Soc. London. VIII. 1857. p. 384—393. Ann. nat. hist. (2) XIX. 1857. p. 398—405.

56. ——, Further Observations on the metamorphosis of Gasteropoda and the affinities of certain genera with an attempted natural distribution of the principal families of the ordre. Trans. Linn. Soc. London. XXIII. 1860.

57. ——, On the natural classification of Gasteropoda. Journ. Linn. Soc. Zool. XV. 1880.

58. ——, On the classification of Gasteropoda. Part II. Journ. Linn. Soc. London. Zool. XV. 1881.

59. **Martens, E. v.,** Ueber Rechts- und Linksdrehung bei Schneckenschalen. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1878.

60. ——, Uebelriechende Schnecken. Nachrichtsbl. d. d. med. Ges. 1871.

61. **Orbigny, Alcide de,** Instrument propre à mesurer l'angle spiral des Coquilles turbinées (Hélicomètre). Soc. philom. extr. proc. verb. 1842. p. 7—9. L'Institut X. 1842. p. 52.

62. **Osborn, H. L.,** Mimicry among marine Mollusca. Science. VI. 1885. p. 5—6. Abstr. Journ. R. micr. Soc. (2) V.

63. **Pelseneer, P.,** La classification générale des Mollusques. Bull. scientif. France Belg. XXIV. 1892.

64. **Plate, L.,** Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie des Mollusken. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. IX. 1895.

Digitized by Google

65. **Rossmässler, E. A.,** Verhältniss-Maassstab zum Messen relativer Längen an Molluskengehäusen. Malakoz. Bl. IV. 1857. p. 117—119.

66. **Serres, Marc. de,** Note sur la nature de l'humeur à l'aide de laquelle les Mollusques altèrent leurs coquilles pendant qu'ils les habitent. Compt. rend. acad. Paris. XLIII. 1856. p. 822—823.

67. ——, Des altérations que les coquilles éprouvent pendant la vie des Mollusques qui les habitent. Ibid. XLVI. 1858. p. 470—473.

68. **Strebel, Herm.,** Zur Morphologie der Conchylien. Verh. d. Ver. f. naturw. Unterhalt. Hamburg. II. 1876. p. 267—285.

69. —— Die Stammverwandtschaft der Mollusken . . . Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXV. 1890.

70. **Thiele, J.,** Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centrlbl. XV. 1894.

71. **Woodward, H.,** On the structure of camerated shells. 1 Pl. Pop. Soc. Review. XI. 1872. p. 113—120.

C. Biologie.

72. **Ashford, Ch.,** Destruction of Shell-life by Floods. Journ. of Conchol. III. 1881. p. 195—196.

73. **Aucapitaine, Henri,** Observations sur les Mollusques perforants. Ann. Scienc. nat. 4 sér. Zool. Tom. 2. 1854. p. 367—372.

74. **Aurivillius, C. W. S.,** Ueber Symbiose als Grund accessorischer Bildungen bei marinen Gastropodengehäusen. 5 T. K. Svensk. Vet.-Akad. Handlgr. XXIV. 1891.

75. **Beudant, F. P.,** Mémoire sur la possibilité de faire vivre des Mollusques fluviatiles dans les eaux salées, et réciproquement Paris 1816.

76. **Bland, Th.,** Notes sur les causes de l'érosion de certaines Coquilles fluviatiales. Journ. Conchyl. IV. 1853 p. 306—308.

77. **Bouchard-Chantereux,** Beobachtungen über die Lebensweise der Land- und Süsswassermollusken des nördlichen Frankreichs. Fror. n. Not. XII. 1839.

78. **Bryson, A.,** Notice of the tenacity of life in Buccinum coronatum and Helix virgata. Proc. R. phys. Soc. Edinb. II. 1883.

79. **Clark, Th.,** Rock-boring snails. Zoologist XXII. 1884.

80. **Fischer, P.,** Note sur l'érosion du tête ches quelques coquilles fluviatiles univalves. Journ. de Conchyl. III. 1852. p. 303—310. Act. Soc. Linn. Bordeaux. XVIII. 1852. XX. 1855.

81. —— et **Bouvier, E. L.,** Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. 3 pl. Journ. Conchyl. XL. 1892.

82. **Folin, Marquis de,** Hybridité chez les Mollusques. Feuill. de jeunes natural. 1878—9. p. 47—48.

83. **Gain, W. A.,** Notes on the food of some of the british Mollusks. Journ. of Conchol. VI. 1890 ff.

84. **Hancock, Alb.,** Note on the boring apparatus of the carnivorous gasteropods and of the stone- and wood-burrowing Bivalves. Ann. nat. hist. XV. 1845. p. 113—114.

85. ——, **H.,** The boring snail of the Bois de Roches. Zoologist. XXII. 1864.

86. **Heckel, E.,** De l'action des sels de strychnine sur les Mollusques gastéropodes. Compt. rend. LXXXVIII. 1879.

87. ——, Note sur l'action du régime colorant par la matière tinctoriale de la Garance (Rubia tinctorum) sur les Mollusques gastéropodes. Ann. Soc. acad. Nantes (5) III. 1873.

88. **Hensmann, Miss R.,** Some causes of the disintegration of Shells. Irish naturalist IV. 1895.

89. **Lecoq, N.,** Note sur les accouplements adultérins de quelques espèces de Mollusques. Journ. Conchyl. II. 1851 p. 245—248.

90. **Linden, Gräfin M. v.,** Das Schwimmen der Schnecken am Wasserspiegel. Biol. Centralbl. XI. 1891.

91. **Norman, A. M.,** The boring snail of the Bois des Roches. Zoologist. XXII. 1879.

92. **Reid, John,** Töne von Wasserschnecken. Fror. Tagsber. 7 (Zool. Bd. I). 1850. p. 15—16.

93. **Rice, W. N.,** On the effects of certain poisons on Molluscs. Proc. americ. Assoc. Adv. Sc. 22. Meet. 1874. Nat. hist. p. 201—203.

94. **Richelot, G.,** De la paludéine, ou principe protéique extrait de certains mollusques et de son emploi dans les maladies de l'appareil respiratoire. Union méd. Paris N. 5. XXV. 1865. p. 323—329. (Besser unter A.)

Digitized by Google

95. **Serres, Marcel de,** Note sur les Mollusques lithodomes. Revue et mag. zool. (2) V. 1833. p. 393—394.

96. ——, De l'action excercée sur les roches par les Mollusques perforants, et des moyens de distinguer cette action des effets produits par les agents extérieurs. Montpellier 1854.

97. **Sporleder, A.,** Einige Beobachtungen über die Wachsthumszeit der Land- und Süsswasserschnecken. Malakoz. Bl. V. 1858. p. 72—79.

98. **Voith, J. von,** Bemerkungen über Beschädigungen an Gehäusen lebender Land- und Süsswasserschnecken und deren Wiederherstellung. Zeitschr. f. Malakozool. III. 1846. p. 70—73.

D. Anatomie und Physiologie.

99. **Baudelot, E.,** Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. Sc. nat. (4) Zool. XIX. 1863.

100. ——, Considérations physiologiques sur la fonction génératrice des Mollusques gastéropodes. Bull. Soc. sc. nat. Strasburg I. 1868.

101. **Binney, W. G.** and **Th. Bland,** Notes on lingual dentition of Mollusca. Ann. Lyc. Nat. hist. New York. IX. 1870. p. 281 297. Amer. Journ. of Conchol. VI. 1871. p. 202—215.

102. **Blanchard, Em.,** Recherches sur le système nerveux des Mollusques gastéropodes. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1845. p. 25—28.

103. **Bouvier, E. L.,** Recherches anatomiques sur les Gastéropodes provenant des Campagnes du Yacht „Hirondelle". Bull. Soc. Zool. France XVI. 1891. Abst. Journ. R. micr. Soc. London 1891 p. 329.

104. **Carrière, J.,** Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäss-System der Lamellibranchier und Gastropoden. 3 T. Arch. f. mikr. Anat. XXI. 1882

105. ——, Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anzeig. VI. 1883. p. 250—253.

106. **Carus, C. G.,** Beiträge zur genaueren Kenntniss der Geschlechtsorgane und Functionen einiger Gasteropoden. 1 T. Müll. Arch. f. Anat. 1835. p. 487—499.

107. **Dall, W. H.,** On the Constitution of some appendages of the Mollusca. Amer. Naturalist. XVIII. 1883.

108. ——, The mechanical cause of folds in the aperture of the shell of Gasteropoda. Amer. natural. 1894.

109. **Darwin, Fr.,** On the structure of the Snail's Heart. Journ. anat. and physicol. X. 1876

110 **Dogiel, J.,** Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. 1 T. Arch. f. mikrosk. Anat. XIV. 1877. p. 59—65.

111. —— Erklärung zu der Bemerkung von M. Foster und A G. Dow-Smith, dieses Archiv etc. Ibid. XV. 1878. p. 95—97.

112 **Dubois, R.,** Sur la physiologie comparée de l'olfaction. Compt. r. Paris. CXI. 1890.

113. **Eberhard, E.,** Ueber die Schneckenzungen. Coburg 1865.

114. **Eydoux et Souleyet,** De l'existence d'un organe auditif dans quelques Ptéropodes et Gastéropodes. Ann. franc. et étrang. II. 1838. p. 305—308.

115. **Fischer, P.,** De l'hermaphroditisme complet chez les Gastéropodes Journ. de Conchyl VII. 1858.

116. **Fleischmann, A.,** Die Wasseraufnahme bei Mollusken. Biol. Centralbl. VII 1888.

117. **Gartenauer, H.,** Ueber den Darmcanal einiger einheimischer Gastropoden. Jena 1875.

118. **Geddes Patrick,** On the mechanisme of the Odontophor in certain Mollusca Trans. zool. soc. London X. 1879. p. 485—491.

119. **Gegenbaur, C.,** Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte dieser Thiere. 8 T. Leipzig 1855.

120. **Grant, R. S.,** Pancreas bei Gasteropoden. Fror. Nat. XI. 1825. p. 182.

121. **Griesbach, H.,** Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Biolog. Centralbl. II. 1883. Zoolog. Anz. VI. 1883.

122. ——, Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken Zool. Anz. VIII 1885.

123. **Grobben, C.,** Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Zool. Anz. IX. 1886.

124. ——, Die Pericardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden . . . Zool. Anz. X 1887.

125. —— Die Pericardialdrüse der Gastropoden. 1 T. Arb. Zool. Instit. Wien IX. 1890.

Digitized by Google

126. **Gulliver, G.,** Sketches to a scale of the auditory organs of certain common molluscs. Journ. of Anat. and Phys. IV. 1870. p. 79.

127. **Heckel, E.,** De quelques phénomènes de localisation des matières minérales et organiques chez les mollusques, gastéropodes et céphalopodes. Compt. rend. Paris. LXXIX. 1874. p. 614—617.

128. **Hogg, Jabez,** The lingual membrane of mollusca and its value in classification. 6 Pl. Trans. micr. soc. London. N. S. XVI. 1868. p. 63—104.

129. **Huxley, Th.,** Upon the Morphology of the Cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda. Philos. transact. 1853. p. 29—53.

130. **Jhering, H. v.,** Die Gehörwerkzeuge der Mollusken in ihrer Bedeutung für das natürliche System der Mollusken. Erlangen 1876.

131 ——, Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. 1 T. Ztschr. f. wiss. Zool. XXIX. 1877. p. 583—614.

132. ——, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

133. ——, Zur Verständigung über Beschreibung und Abbildung von Radula-Zähnen. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. XVII. 1885

134. **Kleeberg,** Ueber eine Drüse im Fusse der Gasteropoden. Isis 1830. p. 574—575.

135. **Kobelt, W.,** Das Gebiss der Weichthiere und seine Bedeutung für die systematische Eintheilung. Ber. über d. Senckenb. nat. Ges. 1870. p. 65—72

136. **Köhler, Herm.,** Mikrochemische Untersuchung der Schneckenzunge. Ztschrift. ges. Naturw. VIII. 1856. p. 106—112.

137. **Kollmann, J.,** Ueber den Kreislauf der Mollusken. Tgbl. 48. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte. 1875. p. 103—104.

138. ——, Haben die Mollusken einen geschlossenen Kreislauf oder einen unterbrochenen? Ibid. 50. Vers. 1877. p. 177.

139. ——, Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fusse der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Verhdlg. naturf. Ges. Basel 1883.

140. **Krohn, A.,** Ueber zwei eigenthümliche, Crystalle enthaltende Bläschen oder Kapseln an den Schlundringknoten mehrerer Gastropoden und Pteropoden. Frör. Not. XIV. 1840. p. 310—312. XVIII. 1841. p. 310—312.

141. ——, Fernerer Beitrag zur Kenntniss des Schneckenauges. Müll Arch f. An. 1839. p. 332—337.

142. **Krukenberg, C. Fr. W.,** Ueber die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchiaten. Untersuchungen physiol. Instit. Heidelberg II. 1879. p. 402—417.

143. **Lacaze-Duthiers, H. de,** Note respecting the circulation of gasteropodous mollusca and the supposed aquiferous apparatus in the Lamellibranchiata. Proc. R. Soc. London X. 1860. p. 193—196.

144. ——, Multiplicité et terminaison des nerfs dans les Mollusques. Compt. rend. 1865. p. 906.

145. ——, Étude morphologique des Mollusques. (II. Asymétrie des Gastéropodes.) Ibid. LXX. 1870. p. 43—46.

146. ——, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques. 5 Pl. Arch. d. zool. exp. et génétr. I. 1872. p. 97—168.

147. ——, Sur la fusion des nerfs et des ganglions chez les Mollusques et leur signification morphologique. Compt. r. trav. sect. zool. assoc. franc. 1889.

148 **Lebert, H.,** Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. 3 T. Müller's Arch. f. Anat. 1846. p. 435—477.

149. **Leydig, Fr.,** Ueber das Gehörorgan der Gasteropoden. Arch. mikr. Anat. VII. 1871.

150. ——, Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden, nebst einer Uebersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturg. XLII. 1876.

151. **Loisel, G.,** Les cartilages linguaux et le tissu cartilagineux chez les Gastéropodes. Compt. r. Soc. biol. Paris. V. 1895.

152. **Lovén, S. L.,** Om tungangs behäpning hos Mollusker. Öfvers. k. Vet.-Akad. Förhandlgr Stockholm 1847. p. 175—199.

153. ——, Ueber den Kauapparat der Mollusca cephalophora. Zeitung f. Zool. I. 1848. p. 189—194.

154. **Marchi, P.** Sugli organi secretori del mucco nei molluschi gasteropodi. Nuov. Cimento. XXVI. 1867.

Digitized by Google

155. **Mönch, O. A. L.,** On the homology of the buccal parts of the Mollusca. Ann. Mag. nat. hist. (3) XVI. 1865. p. 73—79.

156. **Moynier de Villepoix,** Note sur le mode de production des formations calcaires du test des Mollusques. Compt. r. Soc. biol. Paris. (9) IV. 1892. p. 35—42.

157. ——, De la formation de la coquille chez les Mollusques Compt. r. Paris. CXX 1895.

158. **Negri, A. e G. de,** Studi spettroscopici e chimici sulle materie coloranti di alcuni molluschi del mare ligure. Atti R. Università di Genova III. 1875.

159. **Osborn, H. L.,** The Molluscan body-cavity. Americ. Naturalist XVIII. 1883.

160. ——, On the Molluscan Gill. John Hopkins Univ.-Circ. 1884.

161. **Pappenheim, S. et Berthelen,** Sur l'organisation des Gastéropodes. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. XXVI. 1848. p. 445-446.

162. —— ——, Sur un procédé propre à rendre sensible le trajet des fibres nerveuses dans la substance musculaire des Gastéropodes. Ibid. XXVI. 1848. p. 338.

163. **Patten, W.,** Eyes of Molluscs and Arthropods. 5 Pl. Mittheilungen Zool. Station Neapel V. 1 Pl. Journ. of Morphol. I. 1887.

164. **Pelseneer, P.,** Sur l'épipodium des Mollusques. 1 Pl. Bull. scientif. France et Belg. (3) I. 1888 ff.

165. ——, Sur la classification des Gastropodes d'après le système nerveux. Bull. Soc. Zool. France XIII. 1888. Bull. scientif. France et Belg. 3 Pl. 1888.

166. ——, Report on the Anatomy of the Deep-Sea Mollusca collected by H. M. S. Challenger. Scient. Res. Challenger zool. XXVII. 1889.

167. ——, La rudimentation de l'oeil chez les Gastropodes. Ann. Soc. r. malacol Belg. XXIII. 1889.

168. ——, Sur l'innervation de l'osphradium des Mollusques. Compt. r. CIX. 1890.

169. ——, Sur l'oeil de quelques Mollusques Gastropodes. 7 Fig. Ann. Soc. belg. microsc. XVI. 1892.

170. ——, Les organes des sens chez les Mollusques. Ann. Soc. Belg. microsc. XVI. p. 39—55.

171. ——, L'hermaphroditisme chez les Mollusques. 3 Pl. Arch. Biol. Gand. XIV. 1895.

172. ——, Hermaphroditisme in Mollusca. 3 Pl. Quart. journ. mikrosc. sc. XXXVII. 1895.

173. ——, Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. Zool. Anz. XIX. 1896.

174. **Perez, J. M.,** Recherches sur la génération des Mollusques gastéropodes. Mém. soc. sc. phys. et nat. Bordeaux VII. 1869.

175. **Plate, L.,** Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. (Gadinia. Chiton. Oncidiella. Phidiana. Siphonaria. Trophon.) Sitzgsber. k. pr. Ak. Wiss. Berlin 1893 und 1894.

176. **Pouchet, F. A.,** Anatomie de la vésicule calcifère des Mollusques. Compt. rend. Ac. Paris. XXVIII. 1849. p. 777—778.

177. **Prevost,** Des organes générateurs chez quelques Gastéropodes. 2 T. Mem. de la soc. de phys. et d'hist. nat. Genève. V. 1832. p. 119—138. Ann. sc. nat. XXX. 1833 p. 43—59.

178. **Quatrefages, A. de,** Sur l'anatomie de certains Mollusques gastropodes. Compt. rend. acad. Paris. XV. 1842 p. 798—799.

179. ——, Sur les Mollusques Gastéropodes. Ibid. XIX. 1844. p. 190—193.

180. **Quilter, H. E.,** On the Molluscan shell and periostracum. Conchologist. I. 1891. p. 538.

181. **Saint-Simon,** Observation sur l'organe de la glaire des Gastéropodes. Journ. de Conchyl. IV. 1853.

182. **Schacko,** Ueber die systematische Stellung der Krainer Grottenschnecken. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1877.

183. **Schiemenz, P.,** Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. Mittheilungen zoolog. Station Neapel V. 1883. VII. 1887.

184. **Schroeder,** Dissert. inaug. de Molluscorum Gasteropodum oculis et visu. Berolini 1853.

185. **Schultz, A. W. F.,** Ueber den Penis der Schnecken. Müller's Arch. f. Anat. 1835, p. 431—432.

186. **Semper, K.,** Zum feineren Bau der Molluskenzunge. 1 T. Z. f. w. Z. IX. 1858. p. 270—283.

Digitized by Google

187. **Siebold, C. Th. E. v.,** Ueber das Wassergefässsystem der Cephalophoren. Fror. Not. (3) II. 1847. p. 341—342.

188. **Siegert,** Ueber die chemische Zusammensetzung von Schneckenblut. Ber. naturw. Ges. Chemnitz 1871 und 1873.

189. **Simroth, H.,** Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. 7 T. Ztschrft. f. wiss. Zool. XXVI. 1876. p. 228—349.

190. ——, Ueber die Bewegung der Weichthiere. Ztschrft. f. d. ges. Naturw. LIII. 1880. p. 500—504.

191. ——, Ueber die Bewegung und das Bewegungsorgan der Cyclostoma elegans und der einheimischen Schnecken überhaupt. 1 T. Ztschrft. f. wiss. Zool. XXXVI. 1881.

192. ——, Ueber das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Leipzig 1882.

193. **Sluiter, C. Ph.,** Ueber die Bewegung einiger tropischen Mollusken . . . Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) III. 1892.

194. **Stiebel,** Ueber das Auge der Schnecken. 1 T. Meckel's d. Arch. f. Physiol. V. 1819. p. 206—210.

195. **Tenison-Woods, J. E.,** Anatomy and life-history of Austra[illegible]ollusca. 12 Pl. Journ. Proc. R. Soc. N. S. Wales. XXII. 1888. Abst. Journ. R. mic[illegible]c. London 1889.

196. **Thiele, J.,** Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. 2 T. Ztschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1889.

197. ——, Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. I. Ueber das Epipodium. 1 T. Ztschr. f. wiss. Zool. LIII. 1892. II. Ueber die Molluskenschale. 1 T. Ibid. LV. 1892.

198. **Trinchese, S.,** Sulla struttura del sistema nervoso dei Molluschi gasteropodi. Firenze 1872.

199. **Troschel, F. H.,** Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification untersucht. 1856 ff. Vollendet von Thiele.

200. **Tullberg, Tycho,** Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. 12 T. Kgl. Vetensk. Ak. Handl. XIX: 1882.

201. **Vignal, W.,** Structure du système nerveux des Mollusques. Compt. r. Paris. XCV. 1882. p. 249—251.

202. **Wagner, Rud.,** Bemerkungen über die Geschlechtstheile der Schnecken. Arch. f. Nat. I. 1835. p. 368—371.

203. ——, Observations anatomiques sur divers Mollusques. L'Institut III. 1835. p. 232.

204. **Wedl, C.,** Ueber Capillargefässsysteme von Gasteropoden. Wien. Sitzgsber. math. naturw. Cl. LVIII. 1868.

205. **Willem, V.,** Contributions à l'étude physiologique des organes des sens chez les Mollusques. I. La vision chez les Gastropodes pulmonés. 1 Pl. II. Les Gastropodes pulmonés perçoivent-ils les rayons ultra-violets. III. Observations sur la vision et les organes visuels de quelques Mollusques Prosobranches et Opisthobranches. 2 Pl. Arch. de Biol. (van Beneden). XII. 1891.

E. Histologie.

206. **Ambronn, H.,** Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken Mittheil. zool. Stat. Neapel IX. 1889.

207. **Barfurth, D.,** Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. 1 T. Arch. f. mikr. An. XXII. 1883.

208. ——, Das Glycogen in der Gastropodenleber. Zool. Anz. VI. 1883.

209. ——, Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. Biol. Centralbl. III. 1883.

210. **Blanchard, R.,** De la présence des muscles striés chez les Mollusques. Compt. r. Paris. CVI. 1888.

211. **Blundstone, E. R.,** Glycogen in „vesicular cells" of Molluscs. Proc. R. Soc. London. XXXVIII. 1885. p. 442—445.

212. **Boll, Fr.,** Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. 4 T. Arch. f. mikrosk. Anat. VI. Suppl. 1869. p. 1—112.

213. **Brewster, Dav.,** On the colouring mater of certain Land Shells from the Philippine Islands. Proc. Zool. Soc. London. IX. 1841. p. 15—16.

214. **Brock, J.,** Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. 4 T. Ztschft. f. wiss. Zool. XXXIX. 1884.

215. **Carrière,** Ueber Molluskenaugen. 1 T. Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. 1889.

216. **Cattaneo, G.,** Sulla morfologia delle cellule amoeboidi dei Molluschi e Artropodi. Pavia 1889.

Digitized by Google

217. **Chatin, J.**, Contributions à l'étude de la celleale conjonctive chez les Mollusques Gastéropodes. Compt. r. Paris. CXIX. 1895.

218. **Dall, W. H.**, Note on transversely striated muscular fiber among the Gastropoda. Am. Journ. sc. and arts (3) I. 1871.

219 **Fischer, H.**, Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. 7 Pl. Bull. scientif. France et Belg. XXIV. (ap.) 1892.

220. **Flemming, W.**, Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool. XXII. 1872.

221. ——, Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. 1 T. Arch. f. mikr. Anat. V. 1869. p. 425—444.

222 ——, Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. 2 T. Ibid. VI. 1870. p. 439—471.

223. ——, Ueber Bindesubstanz und Gefässwandung bei Mollusken. 1 T. Rostock 1871.

224. **Fol, H.**, Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques. Compt. r. Paris. CVI. 1888.

225. **Forster, M.** and **A. G. Dew-Smith**, On the Behaviour of the Hearts of Molluscs under the influence of electric currents. Proc. R. Soc London. XXIII. 1875. p. 318—343.

226. ——, Die Muskeln und Nerven bei einigen Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat. XIV. 1877. p. 317—321.

227. **Frenzel, J.**, Ueber die Mitteldarmdrüse der Mollusken, im Auszuge mitgetheilt. 1 T. Arch. f. mikr. Anat. XXV. 1885.

228. ——, Mikrographie der . . . I. Th. Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels. Nova acta leop. XLVIII. 1886.

229. ——, II. 1. Specielle Morphologie des . . . Prosobr. 4 col. T. N. act. LX. 1893.

230. **Hensen, V.**, Ueber den Bau des Schneckenauges . . . Arch. mikr. Anat. II. 1876.

231. **Hilger, C.**, Beiträge zur Kenntniss des Gasteropodenauges. 2 T. Morphol. Jahrb. X 1885.

232. **Krukenberg, C. A. W.**, Ueber die Hydrophilus-Lymphe und über die Haemolymphe von Planorbis, Lymnaeus und Paludina. Verhdlg. nat. med. Ver. Heidelberg. N. F. III. 1882.

233. **Kalide, G.**, Vorl. Mittheilungen über Studien am Gastropoden- und am Pectenauge. Zool. Anz. XI. 1888.

234. **Lankester, R.**, Ueber das Vorkommen von Haemoglobin in den Muskeln der Mollusken und die Verbreitung desselben in den lebendigen Organismen. Arch. f. ges. Physiol. IV. 1871. p. 315—320.

235. **Margó, Th.**, Ueber die Muskelfasern der Mollusken. Ein Beitrag zur vergleichenden Structur- und Entwickelungslehre des Muskelgewebes. 2 T. Wiener Sitzber. XXXIX. 1860. p. 559—582

236. **Owsjannikoff, Ph.**, Histologische Studien über das Nervensystem der Mollusken. Vorl. Mittheilg. Bull. de l'Acad. imp. St. Pétersbourg XV. 1871. p. 523 - 527.

237. **Paneth, J.**, Beiträge zur Histiologie der Pteropoden und Heteropoden 3 T. Arch. f. mikr. Anat. XXIV. 1885.

238. **Rössler, R.**, Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. 2 T. Ztschrft. f. wiss. Zool. XLI. 1885.

239. **Vulpian, Fr.**, Sur la formation d'éléments analogues à ceux du pus chez les mollusques. Compt. r. et mém. Soc. de Biol. Paris (4) IV. 1896. C. R. p. 115.

240. **Wackwitz, Jul.**, Beiträge zur Histologie der Molluskenmusculatur, speciell der Heteropoden und Pteropoden. 3 T. Zool. Beitr. (Schneider-Rhode) III. 1892.

241. **Williams, J. W.**, Preliminary Notes on the Phenomena of Muscle-Contraction in the Mollusca. Journ. of Conchol. VI. 1889.

F. Embryologie.

242. **Alcock, Thos.**, On Embryonic Shells of Mollusca. Proc. Lit. and Philos. Soc. Manchester V. 1866. p. 166—167.

243. ——, On the Tongues of Mollusca. Ibid. (3) II. 1865. p. 71—81 (unter D).

244. **Bobretzky, N.**, Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. Arch. mikr. Anat. XIII. 1873.

Digitized by Google

245. **Brooks, W. K.,** The acquisition and loss of food-yolk in Molluscan eggs. 1 Pl. Studies biolog. labor. Baltimore. IV. 1880. p. 107—116.

246. ——, The development of the digestive Tract in Molluscs. Proc. Boston Soc. nat. hist. XX. 1880. p. 325—329.

247. ——, Development of unfertilized eggs of Vertebrata and Mollusca. Amer. Naturalist. XI. 1877. p. 622—623.

248. **Dumortier, B. C.,** Mémoire sur les évolutions de l'embryon dans les Mollusques gastéropodes. Bull. de l'acad. Brux. II. 1835. p. 164—166. Ann. sc. nat. (2) zool. VIII. 1837. p. 129—168. Fror. Not. XV. 1835. p. 118—119.

249. **Fischer, P.,** Documents sur les globules polaires de l'ovule des Mollusques. Journ. de Conchyl. XI. 1863. p. 313—319.

250. **Grant, R. E.,** On the existence and uses of Ciliae in the young of the gasteropodous Mollusca. Edinb. Journ. of science. VII. 1827. p. 121—125. Fror. Not. XVIII. 1827. p. 305—309.

251. **Haddon, A. C.,** Notes on the development of Mollusca. 1 Pl. Quart. journ. micr. Sc. XXII. 1882.

252. **Kleinenberg, N.,** Sur le développement du système nerveux périphérique chez les Mollusques. Arch. ital. biol. XXII. 1894.

253. **Lacaze-Duthiers, H. de,** Note sur le développement de l'oeuf chez les mollusques et les zoophytes. Compt. rend. LXVII. 1868. p. 409—412.

254. ——, Contributions to the developmental history of the Mollusca. 12 Pl. Phil. Trans. R. Soc. London. CLXV. 1875. p. 1—48.

255. ——, Note on the Planula — or Gastrula — Phase of Development in Mollusca. Ann. Mag. Nat. hist. (4) XIV. 1874. p. 458—460.

256. ——, Sur la formation de monstres doubles chez les Gastéropodes. Arch. zool. exp. et gén. IV. 1875.

257. ——, De la valeur relative de quelques procédés d'invagination en anatomie comparée. 3 Pl. Arch. Zool. expér. et gén. (2) VIII. 1890.

258. **Mc Murrish, J. P.,** Notes on the embryology of the Gasteropods. Prel. not. John Hopkins Univers. circul. V. 1886. Ann. nat. hist. (5) XVIII. 1886.

259. **Müller, Friedr.,** Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckenei. 1 T. Arch. Naturgesch. XIV. 1848. 1—6.

260. **Patten, W.,** Artificial Fecundation in the Mollusca. Zool. Anz. VII. 1885.

261. **Rathke, Heinr.,** Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckeneie. Arch. Naturg. XIV. 1848. 1. p. 157—162.

262. **Schulgin, M. A.,** Zur Physiologie des Eies. Zool. Anz. V. 1882. p. 548—550.

263. **Trinchese, S.,** I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. 3 T. Atti. R. Accad. dei Lyncei. (3) V. 1880. Mem. p. 3—54.

264. **Warneck, Nic. Al.,** Ueber die Bildung und Entwickelung des Embryos bei Gasteropoden. 2 T. Bull. soc. nat. Moscou. XXIII. 1850. p. 90—194.

265. ——, Ueber den Furchungsprocess und die Structur des Eies der Gasteropoden. Fror. Tagesber. 1851. (Zool. II.) p. 43—44.

G. Faunen.

266. **Adams, C. B.,** Eine Reihe von faunistischen Arbeiten über Jamaica. Proceed. Boston Soc. nat. hist. II. 1845. 1846. Proceed. Amer. Assoc. Adv. Sc. 2 Meet. 1849. 4 Meet. 1851. Ann. Lyc. nat. hist. New York. V. 1852 . . .

267. ——, **L. E.,** The Collector's Manual of british Land and fresh-water shells. London 1885.

268. **Alder, Joshua,** Notes on the land- and fresh-water Mollusca of Great Britain, with a revised list of the species. Magaz. Zool. Bot. II. 1838. p. 101—149.

269. **Alten, Joh. Wilh. v.,** Systematische Abhandlung über die Erd- und Fluss-Conchylien, welche um Augsburg und in der umliegenden Gegend gefunden werden. Augsburg 1813.

270. **Am Stein, J. G.,** Verzeichniss der Land- und Süsswasser-Mollusken Graubündens. Jahresber. d. naturf. Ges. Graubündens. III. N. F. 1858. p. 68—98.

271. ——, Beiträge zur Mollusken-Fauna Graubündens. Jahresber. naturf. Ges. Graubündens. N. F. XXXIII. 1891.

272. ——, Dazu Nachträge, ibid.

Digitized by Google

273. **Andreae,** Ein Beitrag zur Molluskenfauna der Süd-Alpen. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. XV. 1884.

274. **Angas, G. Fr.,** On the marine molluscan fauna, of the Province of South Australia . . .. dazu viele Aufsätze über die australische Fauna. Proc. Zool. Soc. London 1864 ff.

275. ——, On the land shells of South Australia. Proc. Zool. Soc. London 1872.

276. ——, On the terrestrial Mollusca collected in Costa Rica . . . Ibid. 1879.

277. **Aradas, A.** e **G. Maggiore,** Catalogo ragionato delle Conchiglie viventi e fossili di Sicilia. Nebst Fortsetzungen und Zusätzen. Atti Accad. Gioenia 1839—1847.

278. —— e **L. Benoit,** Conchigliologia vivente marina della Sicilia . . . Atti Accad. gioenia (3) VI. 1870. p. 1—324.

279. **Aucapitaine, H.,** Observations sur l'habitat de la Cypraea moneta. Revue et mag. zool. (2) XI. 1859. p. 237—240.

280. ——, Mollusques terrestres et d'eau douce observés dans la haute Kabylie . . . Rev. et mag. zool. (2) XIV. 1862. p. 144—162.

281. **Bachmann, O.,** Die Mollusken der Umgebung Landsbergs am Lech. Kaufbeuern 1884.

282. **Baer, C. E. v.,** Ueber das Wasser des kaspischen Meeres und sein Verhältniss zur Molluskenfauna. Bull. phys. math. Acad. St. Petersburg. XIII. 1855. p. 193—210.

283. **Baker, F. C.,** Notes on a Collection of Shells from Southern Mexico. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1891. p. 45—55.

284. **Barbie, Aug.,** Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles du département de la Côte d'Or. Mém. Acad. Dijon (2) II. 1852—1853. p. 165—194.

285. **Barker-Webb, Phil.,** et **Sab. Berthelot,** Synopsis molluscorum terrestrium et fluviatilium quae in itineribus per insulas Canarias observarunt. Ann. Sc. nat. XXIX. 1833. p 307—326.

286. **Becher, E. F.,** The Mollusca of the Maltese Islands. Journ. of Conchol. IV. 1884.

287. ——, Mollusken von Jan Mayen. 1 T. Die internation. Polarforschung 1882—1883. Die österr. Polarstation Jan Mayen. Beobachtungs-Ergebn. III. Bd. Zool. p. 67—82. Wien 1886.

288. **Beddome, R. H.,** Descriptions of Land-shells from the island of Kerror, Pelew Group. 2 Pl. Proc. Zool Soc. London 1889.

289. **Benoit, L.,** Illustrazione sistematica critica iconografica dei Testacei estramarini della Sicilia ulteriore e delle isole circonstanti. Napoli 1857.

290. ——, Nuovo catalogo delle Conchiglie terrestri e fluviatili della Sicilia . . . Messina 1882.

291. **Bérenguier, P.,** Essai sur la faune malacologique du département du Var. Draguignan 1883.

292. **Betta, E.,** Malacologie terrestre et fluviatile della Valle di Non nel Tirolo Italiano. Verona 1852.

293. ——, e **P. D. Martinati,** Catalogo dei Molluschi terrestri e fluviatili viventi nelle Provincie Venete. Verona 1855.

294. **Bielz, M.,** Verzeichniss der Land- und Süsswassermollusken Siebenbürgens. Verhdlgen. u. Mitthlgen. d. siebenb. Ver. II. 1851.

295. ——, **E. A.,** Fauna der Land- und Süsswasser-Mollusken Siebenbürgens. Hermannstadt 1863 und 1867.

296. **Binney, W. G.,** Land- and Fresh-water Shells of North America (part I zusammen mit T. Bland). Smithson. Miscell. collect. 1867 ff.

297. ——, A Manual of American Land shells. Washington 1885.

298. ——, A second supplem. to the V. Vol. . . . Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. XIII. 1886.

299. ——, **A.,** The Terrestrial Air-breathing mollusks of the United States and the Adjacent Territories of North-America. 3 Vol. and 1 Vol. plates. Boston 1851—1857.

300. ——, Dazu mehrere Supplem. von W. G. Binney.

301. **Bivona, Andr.,** Prima monografia di Malacologia per servire alla fauna Siciliana. Palermo 1840.

302. **Bland, Th.,** On the geographical distribution of the genera and species of land shells of the West India Islands; with a catalogue of the species of each island. Ann. sc. nat. hist. New York. VII. 1862.

303. ——, On the physical geography of and the distribution of terrestrial Mollusca in the Bahama islands. Ibid. X. 1874.

Digitized by Google

304. **Blanford, Wm. T.**, Contribution to indian Malacology. Zahlreiche Aufsätze in Journ. asiat. Soc. bengal 1863 ff. . . .

305. **Böttger, O.**, Die Binnenmollusken Transkaspiens und Chorassans 2 T. Zool. Jahrb. Abthlg. f. System. IV. 1889. Dazu Arbeiten über den Kaukasus, Ostasien u. v. a.

306. **Bourguignat, J. A.**, Histoire malacologique du lac Tanganyika. 10 Pl. Ann. Sc. nat. (7) X. 1890.

307. ——, Mollusques de l'Afrique équatoriale de Moguedouchou à Bagamoyo. 8 Pl. Paris 1890.

308. ——, Mollusques fluviatiles du Nyanza Oukéréwé. Paris 1883.

309. **Braun, M.**, Zur Molluskenfauna der Ostseeprovinzen. Nachrtsbl. d. d. mal. Ges. XV. 1884.

310. **Broderip, W. J.**, Descriptions of Shells from the Philippine Islands. Proc. Zool. Soc. London. VIII. 1840 IX. 1841. Ann. nat. hist. VII. 1841. VIII. 1842.

311. **Brown, Thom.**, Account of the Irish Testacea. Mem. Werner. nat. hist. Soc. II. 1818.

311a. ——, **A. D.**, Observations sur les principaux caractères de la faune malacologique terrestres du Brésil. Journ. de Conchyl. XVII. 1869.

312. **Brazier, J.**, Zahlreiche Arbeiten über australische und polynesische Mollusken. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. I. 1877 ff. Journ. de Conchyl. XVIII. 1870 ff. Transact. R. Soc. N. S. Wales. 1874 ff. Proc. Zool. Soc. London 1874 ff. u. a. O.

313. **Brusina, Sp.**, Ueber die Mollusken-Fauna Oesterreich-Ungarns. Graz 1886.

313a. —— Verschiedene Arbeiten über dalmatinische, croatische und adriatische Mollusken. Agram und Wien 1865 ff.

314. **Bucquoy, E. et P. Dautzenberg**, Les Mollusques marins du Roussillon. Paris 1882 ff.

315. **Call, R. E.**, On the quaternary and recent Mollusca of the Great Basin . . . Bull. U. S. Geol. Survey. XI. Washington 1884.

315a. ——, Contribution to a Knowledge of the Land- and Freshwater Mollusca of Kansas. Bull. Washburne Coll. Tab. nat. hist. II. 1888.

316. **Cantraine, F.**, Malacologie méditerranéenne et littorale ou description des Mollusques qui vivent dans la Méditerranée ou sur le continent de l'Italie ainsi que des coquilles qui se trouvent dans les terrains tertiaires italiens avec des observations sur leur anatomie, leurs moeurs, leur analogie de leur gisement 6 T. Nouv. Mém. de l'Acad. Brux. XIII. 1843.

317. **Caramagna, G.**, Catalogo delle Conchiglie Assabesi. 1 T. Bull. soc. malacol. ital. XIII. 1889.

318. **Carpenter, Phil. P.**, Verschiedene Arbeiten über Californien, die Westküste Nordamerikas, Mexico, Panama. Proc. Zool. Soc. London. XXIII. 1855, XXIV. 1856.

319. **Carus, J. V.**, Prodromus faunae mediterraneae . . . II. Mollusca . . . Stuttgart 1890.

320. **Charpentier, J. de**, Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatile de la Suisse. Neue Denkschr. d. allgem. Ges. für d. ges. Naturw. I. Neuchatel 1837.

320a. ——, Fauna helvetica. Mollusques. Ibid. p. 49.

321. **Chia, M. de**, Catalogo de los Molluscos terrestres y fluviatiles de la Comarca de Gerona. Gerona 1886.

322. **Chiaje, Stef. Delle**, De' Molluschi Pteropodi e Eteropodi apparsi nel cratere neapolitana. Rendicont. dell' Acad. delle Sc. di Napoli. II. 1843. p. 25—38. 105—115.

323. **Clark, Will.**, History of the British marine Testaceous Mollusca, distributed in their natural order on the basis of the organisation of the animals; with references and notes of every British Species. London 1855.

324. **Clessin, S.**, Deutsche Excursionsmolluskenfauna. II. Aufl. Nürnberg 1884.

325. ——, Anhang zur Molluskenfauna der Krim. 2 T. Malakoz. Bl. N. F. VI. 1883.

326. ——, Die Mollusken-Fauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg 1887 ff.

327. **Collin, J.**, Om Limfjordens Fidligere og nuvaerende marine Fauna, med saerligt hensyn til Blédyrfaunaen. 1 T. Kjœbenhavn 1884.

328. **Cooke, A. H.**, On the geographical distribution of the Landmollusca of the Philippine Islands and their relations to the Mollusca of the neighbouring Groups. Proc. Zool. Soc. London 1892.

329. **Cooper, J. G.**, The west coast fresh-water univalves. Proc. Calif. Ac. Sc. IV. 1868.

330. ——, The Origin of Californian Land-shells. Ibid. VI. 1876.

331. ——, On Land- and fresh water Mollusca of Lower California. 2 Pl. Proc. Calif. Ac. sc. (2) IV. 1895.

332. ——, Catalogue of marine shells collected chiefly on the Eastern Shore of Lower California. Proc. Calif. Ac. Sc. (2) V. 1895.

333. **Cousin, A.**, Faune malacologique de la république de l'Équateur. 2 Pl. Bull. Soc. zool. France. XXII. 1887.

Digitized by Google

334. **Coutagne, G.,** Notes sur la faune malacologique du bassin du Rhône. Ann. Soc. Linn. Lyon 1881.

335. **Cox, J. C.,** A monograph of Australian Land-shells . . . 1868.

336. ——, Aufsätze über australische und polynesische Mollusken. Journ. de Conchyl. XIV. 1866 ff. Proc. zool. Soc. London 1869.

337. ——, Exchange List of Land and marine Shells from Australia and the adjacent Islands. Sydney 1868.

338. **Craven, A. E.,** On a collection of Land- and Freshwater Shells from the Transvaal and Orange Frie State in South Africa. Proc. zool. Soc. London 1880.

339. **Crosse, H.,** Zahlreiche Aufsätze über neucaledonische, polynesische, madagassische etc. Mollusken. Journ. de Conchyl. XIII. 1865 ff.

340. ——, Catalogue des Mollusques qui vivent dans le détroit de Behring et dans les parties voisines de l'océan arctique. Ibid. XXV. 1877.

341. ——, Faune malacologique des îles Kerguelen. Ibid. XXV. 1877.

342. ——, Faune malacologique de Perak (Indo-China). Ibid. XXVII. 1879.

343. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île Rodriguez. Ibid. XXII. 1874.

344. ——, Contribution à la faune malacologique de Nossi-Bé et de Nossi-Camba 1 Pl. Ibid XXIX. 1881.

345. ——, Faune malacologique du Lac Tanganyika. 1 Pl. Ibid. XXIX. 1882.

346. ——, Faune malacologique terrestre de Gibraltar. Ibid. XXXII. 1885.

347. ——, . . . des îles de Socotra et d'Abd-el-Goury. Ibid.

348. ——, Nouveau catalogue des Mollusques terrestres de l'île de San-Thomé. Ibid. XXXVI. 1887.

349. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île de la Trinité. 1 Pl. Ibid. XXXVIII. 1889.

350. ——, Note sur la faune malacologique de Cochinchine . . . Ibid. XI. 1863. XII. 1864.

351. ——, Note sur la Faune conchyliologique de l'Annam. Ibid. XXXVII. 1888.

352. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île du Prince. Ibid. XXXVI. 1888.

353. ——, et **P. Fischer,** Mollusques marins de la baie d'Halong (Tonkin). Ibid. XXXVIII. 1889.

354. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île de Cuba. Ibid. XXXVIII. 1890.

355. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île de Saint-Domingue. 2 Pl. Ibid. XXXIX. 1891.

356. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île de Portorico. Ibid. XL. 1891.

357. ——, Sur les Mollusques marins du Golf de Siam. Ibid. XL. 1892.

358. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile de la Nouvelle Calédonie et de ses dépendances. Ibid. XLII. 1895 ff.

359. ——, Faune malacologique du Lac Baikal. Ibid. XXVII. 1879.

360. ——, Arbeiten über Madagascar, Mexico etc. Ibid.

361. **Cundall, J. W.,** The Mollusca of Bristol and vizinity. Journ. of Conchol. III. 1882.

362. **Dall, W. H.,** Catalogue of Shells from Bering Strait and the adjacent portions of the Artic oceans . . . Proc. Calif. Ac. Sc. V. 1875,

363. ——, Zahlreiche Arbeiten über die Mollusken von Alaska, von der amerikanischen Westküste . . Ibid. Proc. U. St. Nat. Mus. I. 1879 ff.

364. ——, Preliminary report on the Mollusca. In Reports on the results of dredging . . . in the golf of Mexico . . . XV. Bull. Mus. Comp. Zool. IX. 1881.

365. ——, On certain Limpets and Chitons from the deep waters off the eastern coast of the United States. Proc. U. S. Nat. Mus. IV. 1882.

366. ——, Report on the Mollusca of the Commander Islands, Bering Sea . . . Proc. U. S. Nation. Mus. VII. 1889.

367. ——, Report on the Mollusca. In: Results of Dredging in the Golf of Mexico and the Caribbean Sea. . . . Gasteropoda and Scaphopoda. 31 Pl. Bull. Mus. Comp. Zool. XVIII. 1889.

368. ——, A preleminary Catalogue of the shell-bearing Mollusks . . . of the South eastern coasts of the United States. Washington 1889.

Digitized by Google

369. **Dall, W. H.,** On some new on interesting West American Shells . . from the dredging of the „Albatros" . . . 3 Pl. Proc. U. S. Nat. Mus. XIV. 1891.

370. ——, Cruise of . . Wild Duck in the Bahamas. Notes on the collected shells. 1 Pl. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXV. 1894.

371. ——, Report on Mollusca . . dredged in deep water chefly near the Hawaiian Islands . . 10 Pl. (scientif. res. . . . Albatros XXXIV.) Proc. U. S. Nat. Mus XVII. 1895.

372. **Daniel, F.,** Faune malacologique terrestre, fluviatile et marine des environs de Brest (Finistère,) 1 Pl. Journ. de Conchyl. XXXI. 1884.

373. ——, Deuxiéme suppl. à la Faune malacologique terrestre, fluviatile et marine de rade et de ses environs de Brest. Ibid. XXXVII. 1890.

374. **Dautzenberg, Ph.,** Liste de Coquilles du Golfe de Gabès. Journ. de Conchyl. XXXI. 1884.

375. ——, Récoltes malacologiques . . aux iles Canaries et au Sénégal. Mém. Soc. Zool. France III. 1890.

376. ——, Rév. malac . . . dans le Haut-Sénégal et le Soudan français. 1 Pl. Ibid.

377. ——, Contribution à la faune malacologique des Iles Açores. 4 Pl. Rés. Comp. scientif. Monaco 1890.

378. ——, Mollusques testacés du voyage de la Melita au Canaries et au Sénégal. 1 Pl. Mém. Soc. Zool. France IV. 1890. p. 16—65.

379. ——, Contribution à la faune malacologique du golfe de Gascogne. Comp. scientif. du Yacht Hirondelle. Mém. Soc. Zool. France IV. 1892.

380. ——, Récolte malacologique . . au environs de Diego Suarez. 2 Pl. Journ. de Conchyl. XLII. 1895.

381. ——, et Baron **L. d'Hamonville,** Description d'espèces . . du Tonkin . . . Journ. de Conchyl. XXV. 1887.

382. **Doering, Ad.,** Apuntes sobre la fauna de Moluscos de la Republica Argentina. Bolet. Acad nat. cienc. exact. Córdova 1874—1879.

383. **Dreger, J.,** Die Gastropoden von Haering bei Kirchbichl in Tirol. 4 Pl. Ann. K. naturh. Hofmus. VII. 1893. (ap.)

384. **Drouët, Henry,** Énumération des Mollusques terrestres et fluviatiles vivants de la France continentale. Mém. de la Soc. R. de Liege. X. 1850. p. 137—166.

385. ——, Mollusques marins des iles Açores. Paris 1859.

386. ——, Mollusques terrestres et fluviatiles de la Côte d'Or. Paris 1868.

387. **Dubreil, E.,** Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles du département de l'Hérault. Montpellier 1880.

388. **Dufo, H.,** Observations sur les Mollusques marins, terrestres et fluviatiles des iles Séchelles et des Amirantes. Ann. Soc. nat. (2) Zool XIV. 1840.

389. **Dumas, l'abbé,** Faune d'Allier. Conchyliologie bourbonnaise. I Mollusques aquatiques. 19 Pl. Rev. scientif. Bourbonn. 1895.

390. **Dumont, Franç.** et **Gabr. Mortillet,** Histoire des Mollusques terrestres et d'eau douce vivants et fossiles de la Savoie et du bassin du Léman. Paris 1852.

391. **Dunker, W.,** Index Molluscorum maris japonici. Cassel 1882.

392. **Dupont, E.,** Sur des Mollusques vivants et postpliocènes recueillis au cours d'un voyage au Congo en 1887. Bull. etc. R. Sc. Belg. (3) XX. 1890. Dazu Dautzenberg. Ibid. p. 559—566.

393. **Dupuy, D.,** Histoire des Mollusques terrestres et d'eau douce, qui vivent en France. 2 vol. Paris 1848.

394. **Dybowski, W.,** Die Gasteropoden-Fauna des Baikalsees, anatomisch und systematisch bearbeitet. Mém. Ac. imp. St. Pétersb. (7) XXII. 1876.

395. ——, Zur Mollusken-Fauna Lithauens Sitzgsber. Naturf. Ges. Dorpat. VII. 1886.

396. ——, Die Gasteropoden-Fauna des Kaspischen Meeres. 3 Malakoz. Bl. 3 T. (N. F.) X. 1887.

397. **Eastlake, T. W.,** Conchologia hongkongensis. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1882.

398. **Ehrmann, P.,** Ueber einige alpine Schnecken. Sitzgsber. Naturf. Ges. Leipzig. XIX/XXI. 1895.

399. **Esmark, Birgithe,** Bidrag til Kundskaben om Udbredelsen af Norges Land og Fersk vand Mollusker i forskjellige Egne af Landet. Nyt Mag. f. Naturvid. XXV. 1880. XXVII. 1882

400. ——, On the Land and freshwater mollusca of Norweg. Journ. of Conchyl. V. 1886.

Digitized by Google

401. **Esmark, Frl. B.,** und **Hoyer, Z. A.,** Die Land- und Wassermollusken des arktischen Norwegens. 2 T. Malakoz. Bl. (N. F.) IV. 1886.

402. **Fagot, P.,** Histoire malacologique des Pyrénées françaises. Bull. Soc. d'hist. nat. Toulouse XI. 1877 ff.

403. **Férussac d'Audebard de,** Monographie des espèces vivantes et fossiles du genre Melanopsis. Ac. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris. I. 1813. p. 132—164 (besser unter Nr. 1616).

404. **Filhol, H.,** Mollusques marins vivants sur les côtes de l'isle Campbell. Compt. r. XCI. 1881.

405. **Fischer, P.,** Faune conchyliologique marine du département de la Gironde . . . Act. Soc. Linn. de Bordeaux. XXV. 1864 ff.

406. ——, Mollusques marins des îles Aléoutiennes. Journ. de Conchyl. XXI. 1873.

407. ——, Zahlreiche kleinere Aufsätze über die verschiedensten Faunen. Ibid.

408. ——, Sur la faune malacologique abyssale de la Mediterranée. Compt. r. XCIV. 1882. p. 1201—1203.

409. ——, Sur les espèces de Mollusques arctiques trouvées dans les grandes profondeurs de l'océan Atlantique intertropical. Compt. r. XCVII. 1884.

410. ——, Note sur la faune malacologique des îles Berlingues (Portugal). Journ. de Conchyl. XXXII. 1885.

411. ——, Note sur la faune conchyliologique terrestre et fluviatile de l'île de Hainan (Chine). Journ. de Conchyl. XXXVIII. 1890.

412. ——, Sur les caractères le la faune conchyliologique terrestre et fluviatile recement éteints du Sahara. Compt. r. CXII. 1891.

413. ——, Catalogue et distribution géographique des Mollusques terrestres fluviatiles et marins d'une partie de l'Indo-Chine . . . Bull. Soc. hist. nat. d'Autun. IV. 1891.

414. ——, et **H. Crosse,** Études sur les Mollusques et fluviatiles. In: Mission scientifique an Mexique et dans l'Amérique centrale 1888.

415. **Fitzinger, Leop.,** Systematisches Verzeichniss der im Erzherzogthum Oesterreich vorkommenden Weichthiere . . . Wien 1833.

416. **Forbes, Edw.,** and **Sylv. Hanley,** A history of british Mollusca and their shells. Illustrated by a figure of each known animal and of all the shells. 4 Vol. London 1848—1853.

417. **Friele, H.,** Catalog der auf der norwegischen Nordmeerexpedition bei Spitzbergen gefundenen Mollusken. Jahrb. d. d. mal. Ges. VI. 1879.

418. ——, Jan Mayen Mollusca from the Norwegian North Atl. Expedition in 1877. Nyt. Mag. f. Naturwissensch. XXIV. 1879. Nebst verwandten Thematen.

419 **Friele, Joach.,** Norske Land- og Ferskvands-Mollusker som findes i Omegnen of Christiania og Bergen. Christiania 1853.

420. **Gallenstein, H. Taurer, v.,** Die Bivalven- und Gastropoden-Fauna Kärntens I. Jahrb. Naturh. Landes-Mus. Kärnten. XXIII. 1894.

421. **Gallenstein, Meinh., Ritter v.,** Kärntens Land- und Süsswasser-Conchylien. Klagenfurt 1852.

422. **Garret, A.,** The terrestrial Mollusca inhabiting the Samoa or Navigator Islands. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1887.

423. **Gassies, J. B.,** Tableau méthodique et descriptif des Mollusques terrestres et d'eau douce de l'Agenais. Paris 1879.

424. ——, Faune conchyliologique terrestre et fluvio-lacustre de la Nouvelle-Calédonie. Bordeaux 1863—1880.

425. ——, Faune conchyliologique terrestre et fluvio-lacustre de la Nouvelle Calédonie. Act. Soc. Linn. Bordeaux. XXXIV. 1880.

426. **Gentiluomo, C.,** Catalogo dei Molluschi terrestri e fluviatili della Toscana. Bull. Malacol. ital. I. 1868.

427. **Gerstfeldt, G.,** Ueber Land- und Süsswasser-Mollusken Sibiriens und des Amur-Gebietes. Mém. prés. Acad. St. Pétersbg. IX. 1859.

428. **Gibbons, J. S.,** Remarks on the geographical distribution of the marine Gastropoda on the South and East Coast of Africa. Journ. of Conchol. II. 1879.

429. **Girard, A. A.,** Mollusques terrestres et fluviatiles de l'île d'Anua-Bom (Golfe de Guinée). Journ. sc. math. phys. nat. Ac. Sc. Lisbon. (2) III. 1893.

430. ——, Révision de la faune malacologique des iles St. Thomé et du Prince. 1 Pl. Ibid.

Digitized by Google

431. **Gloyne, C. P.,** Note sur le mode de station, les moeurs et les habitudes des mollusques terrestres de la Jamaique . . . Journ. de Conchyl. XX. 1872.

432. ——, Supplem. Ibid. XXIII. 1875.

433. **Godwin-Austen, H. H.,** Aufsätze über indische Mollusken. Proc. Asiat. Soc. Bengal 1869 ff. Proc. Zool. Soc. London 1872 ff.

434. ——, On the Land-shells of the island of Socotra . . . Proc. Zool. Soc. London 1881.

435. ——, On the freshwater shells of the Island of Socotra . . Proc. Zool. Soc. London 1881 ff.

436. ——, Land and Freshwater Mollusca of India, including South Arabia, Baluchistan, Afghanistan, Kashmir, Nepal, Burmah, Pegu, Tenasserim, Ceylon, Malay Peninsula and Island of the Indian Ocean. London 1882.

437. ——, List and distribution of the land mollusca of the Andaman and Nicobar islands. Proc. Zool. Soc. London 1895.

438. **Goldfuss, Otto,** Verzeichniss der bis jetzt in der Rheinprovinz und Westphalen beobachteten Land- und Wasser-Mollusken, nebst kurzen Bemerkungen über deren Zungen, Kiefer und Liebespfeile. 6 Taf. Verhandlgn. d. naturh. Ver. d. Rheinl. XIII. 1856.

439. **Gould, Aug. A.,** Mollusca and shells. Boston 1851. (XV. 510 pag.). Bd. XII the U. St. Exploring Expedition during . . 1838—1842.

440. **Granger, A.,** Catalogue des Mollusques testacés observés sur le littoral de Cette. Act. Soc. Linn. de Bordeaux. XXXII. 1879.

441. **Grateloup, S. de,** Tableau statistique et géographique du nombre d'espèce de Mollusques terrestres et fluviatiles observées soit à l'état vivant, soit à l'état fossile, dans les différentes régions de la France continentale et insulaire, pour servir à la Faune malacologique française. Bordeaux 1855.

442. **Gredler, V.,** Tirols Land- und Süsswasser-Conchylien. 1. Die Landconchylien. Verhdlg. Zool. bot. Ges. Wien. VI. 1856. p. 25—162.

443. ——, Uebersicht der Binnenschnecken von China. Malakoz. Bl. N. F. V. 1882. (Viele Beiträge dazu.)

444. ——, Neues Verzeichniss der Conchylien von Tirol und Vorarlberg. Bozen 1894.

445. **Greeff, R.,** Ueber die Landschneckenfauna der Insel São Thomé. Zool. Anz. V. 1882.

446. **Gremblich, J.,** Die Conchylien Nordtirols. Hall 1879—1880.

447. **Guppy, R. J. L.,** On the terrestrial and fluviatile mollusca of Trinidad. Ann. mag. nat. hist. (3) XVII. 1866.

448. ——, On the terrestrial mollusca of Dominica and Grenada. Ibid. (4) I. 1868.

449. ——, Catalogue of the Land and Freshwater Mollusca of Trinidad. Proc. Sc. Assoc. Trinidad I. 1869.

450. ——, Dazu Nachträge.

451. ——, The Land and freshwater Mollusca of Trinidad. Journ. of Conchol. VII. 1893.

452. ——, The Mollusca of the Gulf of Paria. Proc. Vict. Inst. Trinidad. II. 1895.

453. ——, On a land-shell of the genus Helicina from Grenada and the classification of the Helicinidae. Ibid.

454. **Gysser, Aug.,** Die Mollusken-Fauna Badens. Heidelberg 1868.

455. **Hagenmüller, P.,** Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles d'Alsace. Bull. de la Soc. d'hist. nat. Colmar 1872.

456. **Haldeman, S. S.,** Enumeration of the recent fresh-water Mollusca which are common to North America and Europa; with observations on species and their distribution. Boston Journ. Nat. Hist. IV. 1844. p. 468—485.

457. **Hazay, J.,** Die Molluskenfauna von Budapest. Malakoz. Bl. N. F. III und IV. 1880. und 1881.

458. ——, Die Molluskenfauna der Hohen Tatra. Jahrb. d. d. malac. Ges. XII. 1885.

459. **Hedley, C.,** The Land Molluscan Fauna of British New Guinea; anatomisches suppl. 5 Pl. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) VI. 1892.

460. ——, Mollusca of the oriental region. Journ. of Malac. IV. 1895.

461. ——, and **C. T. Musson,** On a collection of land and fresh water shells from Queensland. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) VI. 1891.

Digitized by Google

462. **Hedley, C.**, The Land Molluscan Fauna of british New Guinea. 5 Pl. Ibid.

463. **Heincke, F.**, Beiträge zur Meeresfauna Helgolands. IV. Die Mollusken Helgolands. Wissensch. Meeres-Untersuchgn. herausgeg. v. d. Comm. z. Untersuchg. d. Meere. N. F. I. 1895.

464. **Henn, A. U.** (and **Brazier**), List of Mollusca found at Green Point, Watson's Bay, Sydney. . . Proc. Linn. Soc. N. S. Wales IV. 1893.

465. **Hensche, A.**, Preussens Molluskenfauna. Schrift. phys. öcon. Ges. Königsberg II. 1862. III. 1863. VII. 1866.

466. **Herzenstein, S.**, Aperçu sur la faune malacologique de l'océan glaciale russe. Congrès internat. Moscou. 1893.

467. **Hesse, P.**, Beiträge zur Molluskenfauna Griechenlands. Jahrb. d. d. mal. Ges. IX. 1882 ff.

468 **Heude, R. P.**, Conchyliologie fluviatile de la province Nanking et de la Chine centrale. Paris 1875 ff.

469. ——, Notes sur les Mollusques terrestre de la vallée du fleuve bleu. Chaing-Kai 1885. (Zahlreiche verwandte Beiträge.)

470. **Hidalgo, J. G.**, Moluscos marinos de España, Portugal y las Baleares. Madrid 1870 ff.

471. ——, Catalogue des coquilles terrestres recueillies . . . sur divers points de l'Amérique méridionale. Journ. de Conchyl. XVIII. 1870.

472. ——, Catalogo iconografico y discriptivo de los Moluscos terrestres de España, Portugal y los Baleares. Madrid 1875 ff.

473. ——, Catalogue des mollusques terrestres des iles Baléares. Journ. de Conchyl. XVI. 1878.

474. ——, Recherches conchyliologique . . . aux iles Philippines. 1 pl. Journ. de Conchyl. XXXV. et XXXVI. 1887.

475. ——, Obras Malocologicas. II. Estudios preliminares sobre los Moluscos terrestres y marinos de España, Portugal y los Baleares. Mem. R. Acad. Cienc. exact. fcs. y nat. Madrid XV. 1890.

476. ——, **y Franc. Martinez y Saez,** Moluscos del viaje al Pacifico verificado de 1862 a 1865 per una comision de naturalistas enviada par al gobierno español. Madrid 1869–1879.

477. **Hilber, V.**, Recente und im Löss gefundene Landschnecken aus China. II. 3 T. Sitzgsber. K. Acad. Wiss. math. nat. Cl. CXXXVIII. 1884.

478. **Hirc, D.**, Die Molluskenfauna des liburnischen Karstes. Verhandlgn. Zool. bot. Ges. Wien 1880.

479. **Howse, Rich.**, Notes on a dredging excursion of the Coast of Durham; with descriptions of the ova-capsules of Fusus norwegicus and F. Turtoni. Ann. nat. hist. XIX. 1847. p. 160—164.

480. **Huppé, H.**, Animaux nouveaux ou rares recueillis pendants l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Snd. Mollusques. Paris 1857.

481. **Hutton, F. W.**, Manual of the New Zealand Mollusca. Wellington 1880.

482. **Jeffreys, J. Gwyn,** British Conchology. 5 Vol. London 1862–1869.

483. — —, The Deep-sea Mollusca of the Bay of Biscay. Ann. mag. nat. hist. (5) VI. 1880.

484. ——, The Mollusca of the St. Helena. Ibid. (4) IX. 1872.

485. ——, On the Mollusca procured during the ‚Lightning' and ‚Porcupine' Expeditions 1864—1870. Proc. Zool. Soc. London 1878 ff. Dazu allgemeine Uebersichten über verschiedene Dredge-Fahrten.

486. — —, New and peculiar Mollusca of the Eulimidae and other families of Gastropoda as well as of the Pteropoda, procured in the ‚Valorous' expedition. Ann. mag. nat. hist. (4) XIX. 1877.

487. — —, On the concordance of the Mollusca inhabiting both sides of the North Atlantic and the intermediate seas. Rep. 54 meet. brit. assoc. adv. sc. p. 551 bis 555.

488. — —, and **Carpenter,** Preliminary report of the biolog. results of a Cruise in H. M. S. „Valorous" to Davis Strait in 1875.

489. — —, Notes on the Mollusca procured by the italian explorations of the Mediterranean in 1881. Ann. nat. hist. (5) X. 1882.

Digitized by Google

490. **Jeffreys, J. Gwyn,** and **Carpenter,** On the Mollusca procured during the cruise of H. M. S. ‚Triton' between the Hebrides and Faroes in 1882. 1 Pl. Proc. Zool. Soc. London 1893.

491. ——, A complet Catalogue of British Mollusca. Gloucester 1887.

492. ——, and **Norman.** Submarine Cable Fauna. Ann. mag. nat. hist. (4) XV. 1875. Dazu zahlreiche andere Aufsätze.

493. **Jickeli, C. F.,** Fauna der Land- und Wassermollusken Nord-Ost-Afrikas. Nov. Act. Leopold. XXXVII. 1875.

494. ——, Studien über die Conchylien des Rothen Meeres. 1 T. Jahrb. d. d. malak. Ges. XI. 1884.

495. **Jordan, H.,** Die Mollusken der preussischen Oberlausitz Jahrb. d. d. mal. Ges. VI. 1879.

496. ——, Die Binnenmollusken der nördlich gemässigten Länder von Europa und Asien und den arktischen Ländern. Verbreitungstabellen etc. Nova Acta Leop. XLV. 1884.

497. **Jousseaume, F.,** Faune malacologique des environs de Paris. Bull. Soc. Zool. France I. 1876 ff.

498. ——, Mollusques nouveaux de la république de l'Équateur. 1 Pl. Bull. Soc. Zool. France XII. 1887.

499. ——, Voyage de M. Eugène Simon au Venezuela. Mollusques. 1 Pl. Mém. Soc. Zool. France II. 1889.

500. ——, Réflexions sur la faune malacologique de la mer Rouge. Ann. Soc. nat. (7) zool. XII. 1891.

501. ——, Mollusques — Ceylon et révision générale des espèces terrestres et fluviolacustres de cette île. 1 Pl. Mém. soc. zool. France VII. 1894.

502. **Issel, A.,** Catalogo dei molluschi raccolti dalla Missione italiana ia Persia . . . Mem. R. Acad. soc. Torino (2) XXIII. 1866.

503. ——, Di Molluschi raccolti nella provincia di Pisa. Milano 1867.

504. ——, Malacologia del mar Rosso. Ricerche zoologiche e palaeontologiche. Pisa 1869.

505. ——, Elenco di conchiglia terrestre e d'acqua dolce dell' Umbria. Bull. malac. ital. III. 1870.

506. ——, Molluschi Borneensi. Ann. Mus. civ. Genova. VIII. 1874.

507. ——, Molluschi Terrestri e d'acqua dolce viventi e fossili della Tunisia. Ann Mus. civ. Genova. XV. 1880.

508. **Keep, J.,** Common sea-shells of California. S. Francisco 1882.

509. **Kleeberg, J. A. G.,** Molluscorum borussicorum synopsis. Regiomontii 1828.

510. **Klees, J. G.,** Diss. inaug. zoolog. sistens characteristicam et descriptiones Testaceorum circa Tubingam indigenorum. Tubingae 1818.

511. **Keyes, Ch. R.,** An annotated catalogue of the Mollusca of Jowa. Bull. Essex. Instit. XX. 1890.

512. **Kobelt, W.,** Die geographische Vertheilung der Mollusken. Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1876. S. auch Bd. I, S. 124.

513. ——, Beiträge zur griechischen Fauna. Jahrb. d. mal. Ges. VII. 1880.

514. ——, Excursionen in Spanien. Nachrichtsbl. d. malakoz. Ges. XIV. 1882 ff. Jahrb. d. d. mal. Ges. X. 1884.

515. ——, Iconographie der schalentragenden europäischen Meeresconchylien. Cassel1883 ff.

516. ——, The Land shells of Gibraltar. Journ. of Conchol. IV. 1883.

517. ——, Prodromus faunae molluscorum testaceum maria europaea inhabitantium. Nürnberg 1887 ff.

518. **Krause, A.,** Ein Beitrag zur Kenntniss der Mollusken-Fauna des Beringsmeeres. Arch. f. Naturgesch. LI. 1885.

519. ——, Mollusken von Ostspitzbergen. 3 T. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. VI. 1893.

520. **Krauss, Ferd.,** Die südafrikanischen Mollusken. Ein Beitrag zur Kenntniss der Mollusken des Kap- und Natallandes und zur geographischen Verbreitung derselben, mit Beschreib. und Abbild. der neuen Arten. Stuttgart 1848.

521. ——, Zusatz dazu. Arch. f. Naturgesch. XVIII 1852. p. 28—40.

522. **Kreglinger, C.,** Systematisches Verzeichniss der in Deutschland lebenden Binnen-Mollusken. Wiesbaden 1870.

523. **Leach, W. E.,** Molluscorum Britanniae synopsis. A synopsis of the Mollusca of Great Britain, arranged according to their natural affinities and anatomical structure. London 1852.

Digitized by Google

524. **Leche, W.**, Öfversigt öfver de at svenska expeditionerna till Nowaja Semlja och Jenissei 1875 och 1876 insamlade hafs-mollusker. Kgl. Svensk. Vet.-Akad. Handling. N. F. XVI. 1878—1879.

525. **Lessona, M.**, Molluschi viventi del Piemonte. Atti R. Accad. dei Lincei (3) VII. 1880.

526. **Letourneux, A.**, Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles recueillis dans le département de la Vendée . . Paris 1869.

527. **Liardet, E. A.**, On the land-shells of Taviuni, Fiji islands . . . Proc. Zool. Soc. London 1876.

528. **Lidth de Jeude, Th. W. van**, List of the Mollusca collected during the cruises of the Willem Barents in 1878 and 1879. Niederl. Arch. f. Zool. Supplbd. I. 1882.

529. **Lischke, C. E.**, Japanische Meeres-Conchylien. Cassel 1869—1874.

530. **Locard, Arnould**, Malacologie Lyonaise. Ann. Soc. d'agricult., hist. nat. Lyon (4) IX. 1877.

531. ——, Études sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône. Ibid. (5) 1880.

532. ——, Études sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône. Lyon 1881.

533. ——, Catalogue des Mollusques vivants terrestres et aquatiques du département de l'Ain. Lyon 1881.

534. ——, Contributions à la Faune malacologique française. Ann. Soc. Linn. Lyon XXVIII. 1881.

535. ——, Prodrome de malacologie française. Ann. Soc. d'Agr. hist. nat. Lyon IV. 1884. p. 269—736.

536. ——, Études sur les variations malacologiques de la partie centrale du bassin du Rhône. Ibid. III. 189—748. 1883.

537. ——, Catalogue général des Mollusques vivants de France. Mollusques marins. Lyon 1886.

538. ——, Les coquilles marines des côtes de France . . . Lyon 1891 (Extr. d. Ann. Soc. Lyon XXXVII.).

539. ——, Conchyliologie française. Paris 1893.

540. **Lowe, R. Th.**, Catalogus mollusconum pneumonatorum insularum maderensium; or a list of all the land and fresh-water shells, recent and fossil, of the Madeiran Islands; arranged in groups according to their natural affinities; with diagnoses of the groups, and of the new or hitherto imperfecthy defined species. Proc. Zool. Soc. London XXI. 1854.

541. **Mabille, J.**, Histoire malacologique du bassin parisien . . . Paris 1871.

542. ——, et **G. Le Mesle**, Observations sur la faune malacologique de la Cochinchine et du Cambodje . . . Journ. de Conchyl. XIV. 1866.

543. **Mac Andrew, Rob.**, Notes on the distribution and range in depth of Mollusca and other marine animals observed on the coasts of Spain, Portugal, Barbary, Malta and Southern Italy in 1849 . . . Report brit. assoc. adv. soc. 20 Meet. 1850.

544. ——, Report on the marine testaceous mollusca of the north-east Atlantic and neighbouring Seas, and the physical conditions affecting their development. Ibid. 26 Meet. 1856.

545. ——, Report on the testaceous mollusca obtained during a dredging-excursion in the Gulf of Suez in . . . 1869. Republished with Additions and Correction by A. H. Cooke. Ann. nat. hist. (5) XV. 1885 ff.

546. **Mac Murtrie, J.**, Eigg Shells . . . Journ. of Conch. VII. 1893.

547. **Malm, A. W.**, Malakozooligska Bidrag till Skandinavisk Fauna. Götheborg's R. Vet. och vitt. Samh. Handlgr. Ny Tidofs 1855.

548. ——, Om Svenska Landt- och Söttvattens Mollusker . . . Ibid. 1855.

549. ——, Om Hafs-Mollusker . . . Ibid. 1858.

550. **Maltzan, H. v.**, Systematisches Verzeichniss der Mecklenburgischen Binnenmollusken Arch. d. Ver. Freunde Naturw. Mecklenburg XXVI. 1873.

551. **Martens, E. v.**, Die preussische Expedition nach Ostasien 1867. Mollusca . . .

552. ——, Ueber die Verbreitung der europäischen Land- und Süsswassergasteropoden Tübingen 1855.

553. ——, Ueber die Landschnecken der Inseln östlich von Java. Malakox. Bl. X. 1862

554. ——, Ueber Land- und Strandschnecken der Molukken. Ibid.

Digitized by Google

555. **Martens, E. v.,** Ueber die mexikanischen Binnen-Mollusken . . . Malakoz. Bl. XII. 1865.
556. ——, Ueber südbrasilianische Land- und Süsswassermollusken. Malakoz. Bl. XV. 1868.
557. ——, Ueber vorderasiatische Conchylien . . . Cassel 1874.
558. ——, Land- und Süsswasserschnecken von Puertorico. Jahrb. d. d. mal. Ges. IV. 1877.
559. ——, Die Schneckenfauna des Thüringer Waldes. Ibid.
560. ——, Uebersicht der während der Reise um die Erde in den Jahren 1874—1876 auf S. M. S. Gazelle gesammelten Land- und Süsswasser-Mollusken. Berl. Monatsber. 1878.
561. ——, Uebersicht der von Herrn Peters 1843—1847 in Mossambique gesammelten Mollusken. Berl. Monatsber. 1879.
562. ——, Aufzählung der von Dr. Alexander Brandt in Russisch-Armenien gesammelten Mollusken. Bull. de l'Acad. imp. St. Pétersbg. XXVI. 1880.
563. ——, Die Binnenmollusken Venezuelas. Festschrift zur Feier des 100 jähr. Bestehens der Ges. naturf. Freunde Berlins.
564. ——, Die Mollusken der Maskarenen und Seychellen. 4 T. Berlin 1880.
565. ——, Aufzählung der von Dr. Alex. Brandt in Russisch-Armenien gesammelten Nacktschnecken. Mélang. Acad. St. Pétersb. X. 1880.
566. ——, Binnen-Conchylien aus Angola und Loango. Jahrb. d. d. malac. Ges. IX. 1882.
567. ——, Landschnecken von Socotora. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. XIII. 1881.
568. ——, Schnecken aus dem Tschuktschen-Land. Ibid. XIV. 1882.
569. ——, Conchylien von Salanga. Concholog. Mittheilg. II. 1883.
570. ——, Binnen-Conchylien von Angola. Ibid.
571. ——, Mollusken von Socotra. Ibid.
572. ——, Molluskenfauna von Süd-Georgien. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1885.
573. ——, List of the shells of Mergui and its Archipelago . . . 3 Pl. Journ. Linn. Soc. Zool. London XXI. 1888.
574. ——, Landschnecken des Indischen Archipels. Zoolog. Ergebn. e. Reise n. Niederl. Ost-Indien (W. Weber). 1891.
575. ——, Ueber die Süsswasser-Mollusken des malayischen Archipels im Allgemeinen. . . Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1891.
576. ——, Ueber einige der nördlichen und südlichen Kalkalpen gemeinsame Landschnecken. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1894.
577. ——, Ueber die Molluskenfauna von Paraguay. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1895.
578. ——, Zahlreiche Einzelarbeiten über Verbreitung und Systematik von See- und Binnenmollusken aus allen Erdtheilen.
579. **Mazé, H.,** Catalogue révisé des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Guadeloupe. 1 Pl. Journ. de Conchyl. XXXI. 1884.
580. ——, Supplement. Ibid. XXXVIII. 1889.
581. **Melville, J. C., and A. Abercrombie,** The marine mollusca of Bombay. Mem. and proc. liter. phil. soc. Manchester (4) VII. 1893.
582. ——, Descriptions of 25 new species of marine shells from Bombay. Ibid.
583. **Melvill, J. C., and J. H. Ponsonby,** Descriptions of 20 n. sp. of terrestrial and fluviatile Mollusca from South Africa. 1 Pl. Ann. nat. hist. (6) XII. 1893.
584. **Merkel, E.,** Molluskenfauna von Schlesien. Breslau 1894.
585. **Mermet, C.,** Histoire des Mollusques terrestres et fluviatiles vivants dans les Pyrénées occidentales. Pau 1843.
586. **Middendorff, A. Th. v.,** Beiträge zu einer Malacozoologia Rossica. Mém. Acad. St. Pétersbg. (6) VIII. Sc. natur. VI. 1849. p. 67—215. 330—596. Auch separat.
587. **Mighels, J. W.,** Catalogue of the marine, fluviatile and terrestrial shells of the State of Maine and adjacent ocean Boston Journ. nat. hist. IV. 1843. p. 308 bis 345.
588. **Milachevich, C.,** Études sur la Faune des Mollusques vivants terrestres et fluviatiles de Moscou. Bull. Soc. imp. Natural. Moscou 1881.
589. **Miller, R.,** Die Schalthiere des Bodensees. Lindau 1873.
590. ——, Die Binnenmollusken von Ecuador. Malakoz. Bl. XXV. 1878 und N. F. I. 1879.
591. **Möllendorff, O. v.,** Materialien zur Fauna von China. I. Die Deckelschnecken. 2 T. Jahrb. d. d. mal. Ges. IX. 1882.
592. ——, Die Landschnecken von Korea. Jahrb. d. d. malak. Ges. XIV. 1887.

Digitized by Google

593. **Möllendorff, O. v.,** The land-shells of Perak. Calcutta 1887
594. ——, Landschnecken von den Philippinen. Jahrb. d. d. malak. Ges. XIV. 1888.
595. ——, Die Landschneckenfauna der Insel Cebu. 3 T. Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. 1890.
596. ——, On the land and freshwater shells of Perak. 1 Pl. Proc Zool. Soc. London 1891.
597. ——, On a collection of land shells from the Samui Islands, Gulf of Siam. 1 Pl. Proc. zool. soc. London 1894.
598. ——, On a collection of Land shells madi . . . in German New Guinea. 1 Pl. Proc. Malac. Soc. London I. 1894.
599. **Moerch, O. A. L.,** Fortegnelse over Grönlands Blöddyr. Mollusca groenlandica. In: Rink, Groenland, geogr. og. statist. beskr. 1857.
600. —, Beiträge. Malakoz. Bl. VI. 1859. p. 102—126.
601. ——, Beiträge zur Molluskenfauna Central-Amerikas. Malakoz. Bl. VI. 1860. VII. 1882.
602. ——, Contributions à la Fauna malacologique des Antilles danoises. Ibid. XI. 1863.
603. —, Fortegnelse over de i Danmark forekommende Land- og Ferskvandsblöddyr. Ibid. 1884.
604. ——, Fauna Molluscorum Insularum Foeroënsium. Vidensk. Meddel. naturhist. Ver. Kjoebenhavn 1868—1869.
605. ——, Catalogue des Mollusques de Spitzberg. — Ann. Soc. Malac. Belgique. IV. 1869.
606. —, Fauna Molluscorum Islandiae. Ibid. 1867.
607. —, Synopsis Molluscorum marinorum Daniae. Ibid. 1871—1872.
608. —, Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles des anciennes colonies danoises du golfe de Bengale. Journ. de Conchyl. XX. 1872.
609. —, Synopsis Molluscorum marinorum Indiarum occidentalium. Malakoz. Bl. XXII. 1875 ff.
610. ——, Révision des Mollusques terrestres des iles Nicobar. Journ. de Conchyl. XXIV. 1876.
611. **Moitessier, Pr. A.,** Malacologique du département de l'Hérault. Paris 1868.
612. **Monterosato, A. T.,** Marchese di, Nuova revista delle conchiglie mediterranee. Atti Accad. scienz. e lett. Palermo. N. S. V. 1875.
613. ——, Enumerazione e sinonimia delle conchiglie mediterranee. Giorn. scienz. nat. ed economia. Palermo XIII. 1878 ff.
614. ——, Conchiglie della zona degli Abissi. Bull. soc. malac. ital. VI. 1880.
615. **Moquin-Tandon, A.,** Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, 2 Vol. Paris 1854—1855.
616. **Morelet, A.,** Zahlreiche faunistische Arbeiten über Binnenconchylien von Central-amerika, Afrika, Australien, Kamtschatka. Meist im Journ. de Conchyl II. 1851 ff.
617. ——, Voyage du Friedrich Wilwitsch . . dans les royaumes d'Angola et de Benguela. Paris 1868.
618. ——, Notice sur les coquilles terrestres et d'eau douce, recueillies sur les côtes de l'Abyssinis. Paris 1873.
619. ——, Notices sur les coquilles . . . des îles ou Cap-Vert. Journ. de Conchyl. XXI. 1873.
620. ——, La faune malacologique du Maroc en 1880. Rev. et mag. Zool. XXVIII. 1880.
621. ——, Malacologie des Comores. Récolte de Neo Marei à l'île Mayotte. 1 Pl. Journ. de Conchyl. XXIX. 1881 ff.
622. ——, Mollusques des Mascareignes et des Seychelles. Journ. de Conchyl. XXX. 1883.
623. **Morgan, J. de,** Mollusques terrestres et fluviatiles du royaume de Perak et des pays voisins (Presqu'île Malaise). Bull. soc. zool. France 1885.
624. **Moricaud, Stef.,** Mém. sur le Coquilles terrestres et fluviatiles envoyées de Bahia. . . . Mém. Soc. Phys. et d'hist. nat. de Genève. VII. 1836. VIII. 1839. IX. 1841. XI. 1846.
625. **Morlet, L.,** Catalogue des coquilles recueillies . . dans le Cambodge et le Royaume de Siam. . . Journ. de Conchyl. XXXVII. 1888.
626. ——, Contribution à la faune malacologique du Cambodge et du Siam. Journ de Conchyl. XXXVIII. 1890.

Digitized by Google

627. **Morlet, L.,** Contribution à la faune malacologique de l'Indo-Chine. Ibid.

628. **Morse, E. S.,** The Land snails of New England. Americ. Naturalist. I. 1868.

629. ——, The gradual dispersion of certain Molluscs in New England. Bull. Essex. Instit. XII. 1882. p. 171—176.

630. **Mousson, Alb.,** Die Land- und Süsswasser-Mollusken von Java. . . Zürich 1849.

631. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile des îles Samoa. Journ. de conchyl. XVII. 1869.

632. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile des îles Viti. Ibid. XVIII. 1870.

633. ——, Faune malacologique terrestre et fluviatile des îles Tonga . . . Ibid. XIX. 1871.

634. ——, Note sur quelques coquilles de Madagascar. Journ. de Conchyl. XXX. 1882.

635. **Musson, Ch. T.,** On the naturalised forms of Land and fresh-water Mollusca in Australia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) V. 1890.

636. **Nehring, A.,** Ueber Conchylien aus dem Orenburger Gouvernement und ihre Beziehungen zu den Conchylien des mitteleuropäischen Lösses. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1889.

637. **Neumann, Joh. Gottfr.,** Naturgeschichte schlesisch-lausitzischer Land- und Wassermollusken. Zittau 1833.

638. **Neumayr, M.,** Die Mittelmeer-Conchylien und ihre jungen tertiären Verwandten. Jahrb. d. d. mal. Ges. VII. 1881.

639. **Nevill, G.,** On the land shells of Bourbon. . . Journ. asiat. soc. Bengal XXXIX. 1870.

640. ——, New or little known mollusca of the Indo-Malayan fauna. Calcutta 1881.

641. **Nobre, A.,** Molluscos marinhos do noroeste de Portugal. Porto 1884.

642. ——, Catalogue des Mollusques observés dans le sud-ouest de Portugal. Coimbra 1889.

643. ——, Faune malacologique des Bassins du Tage et du Sado (Portugal). Journ. de Conchyl. XXXIV. 1887.

644. ——, Mollusques . . du Portugal. Ann. sc. nat. Porto III. 1896.

645. **Nordenskiöld, A. E., och A. E. Nylander.** Finlands Mollusker beskrifne. 7 Pl. Helsingfors 1856.

646. **Norman, A. M.,** The Mollusca of the Firth of Clyde. Zoologist. XV—XIX.

647. ——, The Mollusca of the Fjords near Bergen, Norweg. Journ. of Conchol. II. 1879.

648. **Nylander, A. E.,** Bidrag till Finland-Malakozoologia. Bidrag til Finlands Naturkänned. 1859.

649. **Orbigny, A. de,** Shells of the Canaries. (Cataloge des Britischen Museums). 1854.

650. ——, List of the Shells of Cuba. Ibid. 1854.

651. ——, List of the Shells of South America. Ibid. 1854.

652. **Ostroumow, A.,** Distribution verticale des Mollusques dans le Mer Noire. Congrès internat. zool. Moscou 1893.

653 ——, Die Vertheilung der Mollusken vom Azowschen Meere bis zum Archipelagus. Zool. Anz. XVII. 1894.

654 **Paladilhe, A.,** Étude sur les coquilles terrestres et fluviatiles rapportées du Maroc. Rev. et mag. zool. (3) III. 1875.

655. **Pascal, L.,** Catalogue des Mollusques terrestres et d'eau douce du département de la Haute-Loire et des environs de Paris. Paris 1873.

656. **Paulucci March., M.,** Fauna italiana. Communicazione malacologiche. Bull. soc malacol. ital. III. 1877 ff.

657. ——, Contribuzione alla fauna malacologica italiana. . . Bull. soc. malac. ital. VI. 1880 und VII. 1881.

658. ——, Note malacologiche sulla fauna terrestre e fluviale dell' isola di Sardegna. Bull. Soc. Malac. Ital VIII. 1882.

659. **Pease, W. H.,** Aufsätze über pacifische Mollusken. Proceed. Zool. Soc London 1862 ff.

660. ——, Catalogue of the land-shells inhabiting Polynesia. . . . Proc. Zool. Soc. London 1871.

661. **Pechaud, J.,** Excursions malacologiques dans le Nord de l'Afrique, de la Calle à Alger. . . Paris 1884.

662. **Peck, J. J.,** Scientif. results of . . Albatross. XXVI. rep. on the Pteropods and Heteropods from Norfolk Va to San Francisco Cal. 3 Pl. Proc. U. S. Nat. Mus. XVI. 1893.

Digitized by Google

663. **Pegorari, L.,** Contribuzione alla Fauna malacologica della Valle della Dora Baltea. Bull. Soc. Ven.-Trent. sc. nat. II. 1883.

664. **Pelseneer, P.,** Tableau dichotomique des Mollusques marins de la Belgique. Bruxelles 1882.

665. ——, Notice sur les Mollusques recueillis . . . dans la région du Tanganyka. Bull. Mus. r. hist. nat. Belg. IV. 1886.

666. **Perkins, G. H.,** Molluscan Fauna of New Haven. Proc. Boston Soc. nat. hist. XIII. 1869—1872.

667. **Petersen, C. G. J.,** On de skalbaerende Molluskes ud bredningsforhold i de danske have indenfor. Skagen. 1 Karte. Kjbenhavn 1888.

668. ——, Mollusca. 22 Kart. In: Vidensk. Udbytte Kanonb. Hauchs Togder. 1889.

669. **Petit de la Saussaye, S.,** Catalogue des Mollusques marins qui vivent sur les côtes de la France. Dazu Appendice und Supplément. Journ. de Conchyl. II. 1851. III. 1852. IV. 1853. VI. 1857.

670. ——, Catalogue des Mollusques testacés des mers d'Europe. Paris 1869.

671. **Petterd, W. F.,** List of the Freshwater Shells of Tasmania. Journ. of Conchol. II. 1879.

672. ——, A Monograph of the Land shells of Tasmania. Launceston 1879.

673. **Pfeiffer, Carl,** Naturgeschichte deutscher Land- und Süsswasser-Mollusken. Weimar 1821—1824.

674. **Pfeiffer, Louis,** Zur Molluskenfauna der Insel Cuba. Mit Nachträgen. Malakoz. Bl. I. 1854 III. 1857. IV. 1857. V. 1858. Ferner viele Aufsätze über Landmollusken aus allen Erdtheilen.

675. **Pfeffer, G.,** Uebersicht der . . . . im karischen Meere gesammelten Mollusken. 1 T. Abhandlgn. naturw. Ver. Hamburg IX. 1886.

676. ——, Beitrag zur Meeres-Mollusken-Fauna von Helgoland. Die Binnenconchylien von Helgoland. Verhandlgn. Ver. f. naturw. Unterhaltg. Hamburg VI. 1888.

677. **Philippi, R. A.,** Bemerkungen über die Mollusken-Fauna Unteritaliens, in Beziehung auf die geographische Verbreitung der Mollusken und auf die Molluskenfauna der Tertiärperiode. — Arch. f. Naturgesch. 1844. p. 28—51.

678. ——, Testaceorum novorum centuria 1—5 und andere Novitäten. Zeitschr. f. Malakozool. II. 1845. Arch. f. Naturgesch. u. a. a. O.

679. ——, Viele kleinere faunistische Arbeiten, namentlich über Italien und Südamerika.

680. **Picaglia, L.,** Molluschi terrestri e fluviatili del Modenese e del Reggiano. Atti Soc. dei Natural. Modena (3) XI. 1891.

681. **Pilsbry,** Land and freshwater Mollusks collected in Yucatan and Mexico. 2 Pl. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1891. Ausserdem viele kleine Aufsätze.

682. **Pini, N.,** Molluschi terrestri e d'acqua dolce viventi nel territorio d'Esino. Bull. soc. malac. Ital. II. 1871.

683. **Pirona, A.,** Prospetto dei Molluschi terrestri e fluviatili finora raccolti nel Friuli. Atti Istit. Venet. (3) X. 1884—1885.

684. **Pollonera, C.,** Elenco dei Molluschi terrestri viventi in Piemont. Atti A. Accad. sc. Torino XX. 1885.

685. ——, Molluschi della Scioa e della valle dell' Havash. Bull. Soc. malac. ital. XIII. 1889.

686. **Pouchet G.,** et **J. de Gueme.** Sur la faune malacologique du Varangerfjord. Compt. r. XCV. 1882.

687. **Poulsen, C. M.,** Bornholms Land- og Ferskvands Blöddyr. Videnskab. Medtel. fra d. naturh. Forenkjöbenhavn. 1873—1874.

688. **Raymond, Louis,** Recherches anatomo-physiologiques sur les Mollusques de l'Algérie. Journ. de Conchyl. III. 1852. IV. 1853.

689. **Reibisch, P.,** Die conchyliologische Fauna der Galápagos. 3 T. Sitzgsber. und Abhandlg. nat. Ges. Isis. Dresden 1892.

690. **Reibisch, Th.,** Die Mollusken, welche bis jetzt im Königreiche Sachsen aufgefunden wurden, nebst Angabe ihres Vorkommens und ihrer Fundorte. Allgem. d. naturh. Zeitschr. N. F. I. 1855.

691. ——, Uebersicht der Mollusken, welche bis jetzt an und auf den Capverdischen Inseln gefunden worden sind. Malakoz. Bl. XII. 1885.

Digitized by Google

692. **Reinhardt, O.,** Ueber die Molluskenfauna der Sudeten. Arch. f. Naturgesch. f. Naturgesch. XL. 1872.

693. ——, Viele kleinere Aufsätze, besonders über deutsche Localfauna.

694. **Retowski, O.,** Die Molluskenfauna der Krim. Malakoz. Bl. N. F. VI. 1883.

695. ——, Liste der von mir auf meiner Reise von Konstantinopel nach Batum gesammelten Binnenmollusken. Ber. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt 1889.

696. **Rochebrune, A. T. de,** Documents sur la faune malacologique de la Cochinchine et du Cambodge. 1 Pl. Bull. soc. philom. Paris (7) VI. 1882.

697. ——, et **J. Mabille.** Mollusques de la Mission scientif. du cap Horn. Paris 1889.

698. **Roebuck, W. D.,** Census of Scottisch land and freshwater Mollusca. Proc. R. Phys. Soc. Edinb. X. 1890.

699. **Rosen, Baron O.,** Essai d'une description de la faune malacozoologique de la région transcaspienne russe. Congrès internat. zool. Moscou 1893.

700. **Rossmaessler, E. A.,** Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen . . Arten. 1835 ff. — Fortgesetzt von Kobelt.

701. **Rudow, F.,** Die Molluskenfauna des Harzes. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. XXXIX. 1872.

702. **Salvana, D. J. M.,** Introduccion a la fauna malacologica de Vallvidrera. . . . Barcelona 1884.

703. **Sandberger, F.,** Die Mollusken von Unterfranken diesseits des Spessart. Verhandlgn. phys. med. Ges. Würzburg (N. F.) XIX. 1886.

704. ——, Die Verbreitung der Mollusken in den einzelnen natürlichen Bezirken Unterfrankens und ihre Beziehungen zu der pleistocaenen Fauna. Ibid.

705. **Sars, G. O.,** Mollusca regionis arcticae Norwegiae. Indbydelseskrift. Univers. Christiania. 466. p.

706. **Sars, M.,** Bidrag til en Skildring af den arctiske Molluskenfauna ved Norges nordlige Kyst. Fe. Vidensk. Selsk. Christiania 1859.

707. **Say, Thom.,** Descriptions of new Species of land-and freshwater Shells of the United States. Nobst vielen kleinen Aufsätzen über amerikanische See- und Binnenconchylien. Zumeist in: Journ. Ac. nat. sc. Philadelphia I. 1817 ff.

708. ——, The complete writings of Th. Say on the Conchology of the United States Edited by G. Binney. New-York 1858.

709. **Scacchi, Arc.,** Catalogus conchyliorum regni Neapolitani quae usque adhuc reperit. 1836 und 1857.

710. **Scharff, R. F.,** The irish land and freshwater Mollusca. The irish natural. I. 1893.

711. **Schepman, M. M.,** Weekdieren der Oosterschelde. Tijdschr. d. nederl. dierk. Vereenig. Suppl. 1884.

712. ——, Land and freshwater shells . . . . Sumatra, Timor and other East indian islands. 1 Pl. Notes Leyden Mus. XIV. p. 145—160.

713. ——, Zoological researches in Liberia. List of Mollusca . . Notes Leyden Mus. X. 1888.

714. **Schmidt, A.,** Verzeichniss der Binnenmollusken Norddeutschlands mit kritischen Bemerkungen. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. VIII. 1856.

715. **Schmidt, Ferd. Joh.,** Systematisches Verzeichniss der in der Provinz Krain vorkommenden Land- und Süsswasser-Conchylien, mit Angabe der Fundorte. Laibach 1847.

716. **Schmidt, O.,** Zur Molluskenfauna von Weimar, mit Berücksichtigung der in den pleistocaenen Ablagerungen vorkommenden Arten. Jahrb. d. d. malak. Ges. VIII. 1881.

717. **Schneider, J. S.,** Undersøgelser over dyrlivet i de arktiske fjorde. I. Kvainangsfjordens Molluskfauna. Tromsø. Mus. Aarsstefter IV. 1881. p. 37—70.

718. **Scholtz, Heinr.,** Schlesiens Land- und Wasser-Mollusken. Breslau 1843.

719. **Schrenk,** Uebersicht der Land- und Süsswassermollusken Livlands. Bull. Soc. imp. Natur. Moscou. XXI. 1848.

720. **Schumann, E.,** Die Binnen-Mollusken der Umgebung von Danzig. Schriften d. naturf. Ges. Danzig. N. F. V. 1880.

721. ——, Zur Kenntniss der Weichthiere Westpreussens. Schrift. Naturf. Ges. Danzig (N. F.) VI. 1887.

722. **Servain, G.,** Malacologie des environs d'Ems et de la vallée de la Lahn. Paris 1869.

Digitized by Google

723. **Servain, G.,** Étude sur les Mollusques recueillis en Espagne et en Portugal. Saint. Germain 1880.

724. ——, Histoire malacologique du Lac Balaton en Hongrie. Poissy 1881.

725. ——, Catalogue des Coquilles marines recueillies à Concarneau et dans la baie de la Forest (Finistère). Lyon 1889.

726. **Shuttleworth, Rob. Jam.,** Ueber die Land- und Süsswasser-Mollusken von Corsica. Mittheilgn. d. naturf. Ges. in Bern 1843.

727. ——, Beiträge zur Kenntniss der Land- und Süsswassermollusken der Insel Portorico. Ibid. 1854 und verwandte Aufsätze.

728. **Siemaschko, Julian v.,** Beitrag zur Kenntniss der Conchylien Russlands. Bull. Soc. imp. natur. Moscou XX. 1847. p. 93—193.

729. —— **Marc. v.,** Bemerkungen über einige Land- und Süsswassermollusken Russlands. Bull. phys. math. Ac. Sc. Petersbg. VII. 1849. p. 225—240.

730. **Silva, A. Luso da,** Molluscos terrestres e fluviaes de Portugal. Journ. sc. math. phys. e nat. Lisboa II. 1870 ff.

731. **Silva e Castro, J. da,** Contributions à la faune malacologique du Portugal. Journ. Sc. math. phys. Lisboa XI. 1886.

732. **Simpson, C. S.,** Distribution of the land and fresh-water Mollusca of the West-indian region, and their evidence with regard to part changes of land and sea. 1 Pl. Proc. U. S. Nat. Mus. XVII. 1895.

733. **Slavik, A.,** Monographie der Land- und Süsswassermollusken Böhmens. Arch. f. d. Landesdurchforschg. in Böhmen. I. 1869.

734. **Smith, E. A.,** On the shells of Lake Nyassa. . . . Proc. Zool. Soc. London 1877.

735. ——, Zoology of Kerguelen's Land-Mollusca. Philos. Trans. R. Soc. London CLXVIII. 1878.

736. ——, Zoology of Rodriguez — Mollusca. Ibid.

737. ——, On the Shells of Lake Tanganyika and of the Neighbourhood of Ujiji, Central-Africa. Ibid. 1880.

738. ——, Diagnoses of new shells from lake Tanganyika and East Africa. Ann. Nat. hist. (5) VI. 1881. p. 425—430.

739. ——, On a collection of Shells from Lakes Tanganyika and Nyassa and other localities in East Africa. Proc. Zool. Soc. London 1881.

740. ——, Mollusca from the Straits of Magellan. . . 3 Pl. Proc. Zool. Soc. London 1881.

741. ——, A Contribution to the Molluscan fauna of Madagascar. Proc. Zool. Soc. London 1882.

742. ——, Mollusca (of the voyage of the ‚Alert') in: Report. Zool. Coll. Alert. 5 pl.

743. ——, An account of the land and freshwater mollusca collected during the voyage of the Challenger. 2 Pl. Proc. Zool. Soc. London 1884.

744. ——, On a Collection of Shells (chiefly land and freshwater) from the Soloman Islands. 2 Pl. Proc. Zool. Soc. London 1885.

745. ——, Notes on a small collection of shells from the Loo Choo Islands. Proc. Zool. Soc. London 1885.

746. ——, Mollusca of Christmas Island. Ibid.

747. ——, On the land and freshwater shells of the Louisiade Archipel. Ann. nat. hist. (6) IV. 1889.

748. ——, On a new genus and a new species of shells from lake Tanganyika. Ann. nat. hist. (6) VI. 1890.

749. ——, Report on the marine molluscan faune of . . St. Helena. 4 Pl. Proc. Zool. Soc. London 1890.

750. ——, List of land and freshwater shells collected by Dr. Emin Pascha in Central-Afrika. . . Ann. nat. hist. (6) VI. 1890.

751. ——, On the molluscan fauna of Britisch Central-Africa. Proc. Zool. Soc. London 1891.

752. ——, On a collection of marine shells from Aden, with some remarks upon the relationship of the Molluscan fauna of the Red sea and the Mediterranean. Ibid.

753. —— , and **H. W. Feidden.** A list of the land and freshwater shells of Barbadoes. Ann. nat. hist. (6) VIII. 1891.

754. ——, The land shells . . . in Torres Strait. . . Scientif. Proc. R. Dublin. Soc. (N. S.) VII. 1892.

Digitized by Google

755. **Smith, E. A.,** Further additions to the known marine Molluscan Fauna of St. Helena. Ann. nat. hist (6) IV. X. 1892.

756. ——, On the land shells of St. Helena. Proc. Zool. Soc. London 1892. p. 258—270.

757. ——, On the Shells of the Victoria Nyanza or Lake Oukéréwé. Ann. nat. hist. (6) X. 1892.

758. ——, On a collection of land and freshwater shells . . . from british Central-Afrika. 1 Pl. Proc. zool. soc. London 1893.

759. ——, Report on some Mollusca dredged in the Bay of Bengal and the Arabian Sea. (Nat. hist. notes from . . . Investigator). Ann. nat. hist. (6) XIV. 1894 ff.

760. — —, On the land shells of the Sulu-Archipelago. Ann. nat. hist. (6) XIII. 1894.

761. — —, On some new species of Shells from New Zealand and Australia, and remarks upon some Atlantic forms occurring in deep water off Sydney. Proc. Malacol. Soc. London I. 1894.

762. ——, On the Land-Shells of Western Australia. Ibid.

763. ——, Report on the land and fresh-water shells . . . St Vincent, Grenada and other neighbouring islands. 1 Pl. Proc. malac. Soc. London I. 1895.

764. ——, On a collection of Landshells from Parawak, british North Borneo, Palawan and other neighbouring islands. 3 Pl. Proc. Zool. Soc. London 1895

765. **Souverbie, S. M.,** Description d'espèces nouvelles de l'Archipel Calédonien. Zahlreiche Artikel in Journ. de Conchyl. VII. 1858 ff.

766. **Sowerby, G. O.,** Illustrated Index of british Shells. London 1887.

767. ——, Marine Shells of South Africa: a catalogue of all the known species . . . London 1893.

768. **Speyer, Osc. W. C.,** Systematisches Verzeichniss der in der Provinz Hanau und nächster Umgebung vorkommenden Land- und Süsswasser-Conchylien. Jahresber. d. wetterau. Ges. 1850. p. 41—78.

769. ——, Systematisches Verzeichniss der in der nächsten Umgebung Fuldas vorkommenden Land- und Süsswasser-Conchylien. Ber. Ver. Naturk. Fulda I. 1859.

770. **Stabile, Gius.,** Fauna Elvetica. Della Conchiglie terrestri e fluviatili. Lugano 1845.

771. ——, Prospetto sistematico-statistico dei Molluschi terrestrie e fluviatili, viventi nel territori di Lugano. Atti Soc. Geol. Milano. I. 1859.

772. **Standen, R.,** List of Land and Freshwater Mollusca of Lancashire. Leeds 1887.

773. **Statati, A.,** Catalogo sistematico e sinonimico dei Molluschi terrestri e fluviatili viventi nella provincia romana. Bull. Soc. mal. ital. VIII. 1882.

774. **Stearns, R. E. C.,** Zahlreiche Aufsätze über nordamerikanische Mollusken in den Proc. Calif. Acad. Sc. — Proc. Acad Nat. Soc. Philadelphia. — Proc. Boston. Soc. nat. Hist. seit 1867 ff.

775. ——, On the Shells of the Colorado Desert. . . Amer. Naturalist XVII. 1884.

776. ——, Descriptions of new west american land, freshwater and marine shells. . . . Scientif. Res. of the ‚Albatross'. XVII. Proc. U. S. Nat. Mus. XIII. 1890.

777. ——, List of Shells collected on the west coast of South America. . . . Proc. U. S. Nat. Mus. XIV. 1891.

778. ——, Prelim. report on the molluscan species collected. . . Westafrica in 1889—1890. Proc. U. S. Nat. Mus. XVI. 1893.

779. ——, Rep. on the land and fresh-water Shells collected in California and Nevada. . . . North Amer. Fauna VII. 1893.

780. ——, The shells of the Tres Marias and other localities along the stores of Lower California and the Gulf of California. Proc. U. S. Nat. Mus. XVII. 1894.

781. **Stefani, C. de,** Molluschi viventi nelle Alpi Apuane nel monte Pisano e nell' Apennino adjacente. Bull. Soc. malac. ital. IX. 1883.

782. **Stimpson, Will.,** Shells of New England. . . . Boston 1851.

783. **Stoliczka, F.,** On the land shells of Penang Island, with descriptions of the animals and anatomical notes. I. Cyclostomacea. II. Helicacea. Journ. asiat. soc. Bengal XLI. 1872 und XLII. 1873.

784. ——, Notes on terrestrial Mollusca from the neighbourhood of Moulme (in Tenasserim provinces). . . Ibid. XI. 1870.

785. **Strebel, H.,** und **G. Pfeffer.** Beitrag zur Kenntniss der Fauna mexikanischer Land- und Süsswasserconchylien. Unter Berücksichtigung der Fauna angrenzender Gebiete. Hamburg.

Digitized by Google

786. **Strobell Jos.,** und **Pellegrin.** Beitrag zur Molluskenfauna von Tirol. . . Verhandlgn. zool. bot. Ver. Wien V. 1855.

787. **Strobel, P.,** Interno alla distribuzione orogeographica del Molluschi viventi nel versanto settentrionale dell Appenino dal Tidone alla Sechia. Bull. Soc. malac. ital. III. 1877.

788. ——, Materiali per una malacostatica di terra e di acqua dolce dell' Argentina meridionale. Pisa 1874.

789. ——, Molluschi europaei acclimati in Buenos Ayres. Atti Soc. ital. sc. nat. Milano XI. 1868.

790. **Studer, B.,** Systematisches Verzeichniss der bis jetzt bekannt gewordenen Schweizer Conchylien. Bern 1820.

791. **Sturany, R., (Simroth).** Zur Molluskenfauna der europäischen Türkei. 3 T. Ann. K. Naturhist. Hofmus. IX. 1894.

792. ——, Ueber die Mollusken, welche anlässlich der Oesterreichischen Tiefseeexpeditionen . . 1890—1894 gedredscht wurden. Anz. K. Ak. Wiss. Wien 1896. Denkschriften K. Ak. . . . 1896.

793. **Stussiner, J. — O. Böttger.** Malakologische Ergebnisse auf Streifzügen in Thessalien. 1 T. Jahrb. d. d. malak. Ges. XII. 1885.

794. **Surface, H. A.,** A description Catalogue of the Shells of Franklin Countys Ohio I. Land shells. 2 Pl. Bull. Ohio agric. exp. Station, techn. ser. I. 1890.

795. **Suter, H.,** Beiträge zur schweizerischen Mollusken-Fauna. Malakoz. Bl. (U. F.) XI. 1889.

796. ——, Liste synonymique et bibliographique des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Nouvelle-Zélande. Journ. de Conchyl. XLI. 1894.

797. **Talbot, T.,** The Mollusca of the Isle of Man. Zoologist V. 1881.

798. **Tapparone Canefri, C.,** Fauna malacologica della Nuova Guinea e delle Isole adiacenti. P. I. Molluschi extramarine. 2 T. Genova 1883.

799. ——, Interno ad alcuni Molluschi terrestri delle Molucche e di Selebes. 1 T. Ann. Mus. civ. stor. nat. Genova XX. 1894.

800. **Tate, R.** (and **Hedley**), Mollusca. In: Report of the Horn Expedition to central Australia. II. Zoology. 1896.

801. **Tausch, L.,** Ueber einige Conchylien aus dem Tanganyika-See und deren fossile Verwandte. 2 T. Sitzgsber. K. Ak. Wiss. Wien. math. nat. Cl. XC. 1885.

802. **Taylor, T. L.,** Note of an observation at Bathcalsa, Ceylon, on the sounds emitted by Mollusca. Rep. brit Assoc. Adv. Sc. 18. Meet. 1848, Transact. Sect. p. 82.

803. **Taylor, J. W.,** On the Variation of british land and freshwater Mollusca. Journ. of Conchol. V. 1888.

804. ——, A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles. Leeds 1894 ff.

805. **Tenison Woods, O. E.,** On the freshwater shells of Tasmania. Ibid. 1876. Eine Reihe weiterer Aufsätze über die tasmanische Fauna.

806. ——, Census; with brief descriptions of the marine shells of Tasmania. . . . Proc. R. Soc. Tasmania 1877.

807. ——, Malaysian land and fresh-water Mollusca. 4 Pl. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) III. 1889.

808. **Theobald, W.,** Notes on the distribution of Indian terrestrial Gasteropoda considered with reference to its leaning on the origin of the species. Journ. asiat. soc. Bengal. XXXIX. 1870.

809. **Theobald** and **Hanley.** Conchologia indica.

810. **Tryon, T. W.,** Monograph of the terrestrial Mollusca of the United States. Amer. Journ. of Conchol. II. 1866. III. 1867. IV. 1868.

811. ——, Land and Fresh-water Shells of North America. Smiths. Miscell. Coll. XVI. 1880. Verwandte kleinere Aufsätze in amerikanischen Zeitschriften.

812. **Upham, W.,** Marine Shells and fragments of shells in the Till near Boston. Proc. Boston. Soc. nat. hist. XXIV. 1888.

813. **d'Urban, W. S. M.,** The Mollusca of Barents Sea, hetween Spitzbergen and Novaya Zemblia. Journ. of Conchol. II. 1879.

814. **Vaillant, Léon,** Recherches sur la faune malacologique de la baie de Suez. Journ. de Conchyl. XIII. 1865.

Digitized by Google

815. **Vélain, Ch.,** Remarques an sujet de la Faune des îles Saint-Paul et Amsterdam (océan indien), suivies d'une description des Mollusques testacés de ces deux îles. Paris 1878.

816. **Verrill, A. E.,** Catalogue of marine Mollusca added to the Fauna of New England during the past ten years. 6 Pl. Trans. Connect. Ac. V. 1883.

817. ——, Second catalogue of mollusca recently added to the fauna of the New England Coast. . . . 5 Pl. Trans. Connect. Ac. VI. 1884. Third. . . Ibid.

818. **Wagner, N.,** Die Wirbellosen des weissen Meeres Leipzig 1885.

819. **Walker, Bryant,** Catalogue of the Shell-bearing Mollusca of Michigan. Journ. of Conchology. II. 1879.

820. **Wallace, A. R.,** List of the land shells collected by New Wallace in the Malay archipelago, with descriptions of n. sp. by Mr. H. Adams. Proc. zool. soc. London 1865.

821. **Watson, R. B.,** The marine mollusca of Madeira. Journ. of Conchol. VI. 1891.

822. ——, The relation of the Land and Freshwater Mollusca of the madeiran islands to those known elsewhere. Journ of Conchol. VII. 1892.

823. **Wattebled, G,** Catalogue des Mollusques testacés terrestres et fluviatiles, observés aux environs de Moulins (Allier). Journ. de Conchyliol. XXIX. 1882.

824. **Weinkauff, H. C.,** Die Conchylien des Mittelmeeres, ihre geographische und geologische Verbreitung. Cassel 1867 und 1868.

825. ——, Catalog der im europäischen Faunengebiet lebenden Meeresconchylien. Kreuznach 1873.

826. **Weinland, D. F.,** Zur Weichthierfauna der Schwäbischen Alp. Stuttgart 1876.

827. ——, Zur Molluskenfauna von Haiti. Jahrb. d. d. malac. Ges. VII. 1880.

828. **Westerlund, C. A.,** Sverige's Land-och Sötvatten-Mollusker. Lund 1865.

829. ——, Sibiriens land-och sötvatten-Mollusker. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handling. N. F. XIV. 1878. S. auch Bd. I, S. 126.

830. ——, Malakologiska Bidrag. I. För Skandinaviens Fauna nya Land och Sötvatten-Mollusker. II. För Vetenskapen. . . Övers. K. Vat. Akad. Förhdlgn. XXXVIII. 1881.

831. ——, Fauna der in der palaearktischen Region lebenden Binnenconchylien. Berlin 1886 ff.

832. ——, Sur la faune malacologique extramarine de l'Europe arctique. Compt. r. CVIII. 1889.

833. **Wetherby, A. G.,** Geographical distribution of certain fresh-water Mollusks of North America, and the probable cause of their variation. Amer. Journ. Sc. XXIII. 1882. p. 203—212.

834. **Whiteaves, J. F.,** On the Land and Fresh-Water Mollusca of Lower Canada. Canad. Naturalist and Geol. Vol. VI. 1861. VIII. 1863. Canad. Natur. N. 5. IV. 1869 ff.

835. **Williamson, Mrs. M. B.,** An annotated list of the shells of San Pedro Bay and Vicinity. 5 Pl. Proc. U. S. Nat. Mus. XV. 1892. p. 179—219.

836. **Wimmer, A.,** Zur Conchylien-Fauna der Galápagos-Inseln. Wiener Sitzgsber. math. nat Cl. LXXX 1879.

837. **Wollaston, V.,** Testacea Atlantica or the Land and Fresh-Water Shells of the Azores, Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes and Saint Helena. London 1878.

838. **Wood-Mason, J.,** Notes on Indian Land and freshwater mollusks. Nr. 1. On the discrimination of the sexes in the genus Paludina. Ann nat. hist. (5) VIII. 1881. Dazu E. A. Smith: Ann. nat. hist. (5) VIII. 1881.

839. **Zelebor, Joh.,** Systematisches Verzeichniss der im Erzherzogthum Oesterreich bisher entdeckten Land- und Süsswasser-Mollusken. Wien 1851.

840. ——, Nachtrag dazu. Verhandlgn. zool. bot. Ver. Wien III. 1853.

841. **Zollinger, H.,** Ueber die Höhenverbreitung und das Vorkommen der Land- und Süsswassermollusken auf Java und den Samoainseln. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich II. 1857. p. 300—306.

H. Palaeontologie.

842. **Adami, G. B.,** Molluschi postpliocenici della torbiera di Polado presso Lonato. Bull. Soc. malac. it. VII. 1881. p. 188—202.

843. **Agassiz, L.,** Iconographie des coquilles tertiaires, reputées identiques avec les espèces vivantes ou dans différens terrains de l'époque tertiaire, accompagnée de la description des espèces nouvelles. Nouv. Mém. soc. helvét. sc. nat. VII. Neuchatel 1845.

Digitized by Google

844. **Almeira, D., Jaime y Art. Bofill y Poch,** Catalogo de los Moluscos fosiles pliocenos de Cataluña. Barcelona 1892. 108 p.

845. **d'Ancona, C.,** Malacologia pliocenica italiana. Mem. del Comit. geol. d'Italia I und II. 1871—1873.

846. **Andrae,** Ueber Lias-Conchylien bei Echternach im Grossherzogthum Luxemburg. Verh. naturh. Ver. pr. Rheinl. und Westph. XIX 75 ff.

847. **Andreae, A.,** Die Glossophoren des Terrain à Chailles du Pfirt. IV. Abhandlgn. z. geol. Specialkarte von Elsass-Lothringen. IV. Strassburg 1887.

848. **Andrzejowsky, A.,** Coquilles fossiles de Volhynie et de Podolie. Bull. soc. imp. nat. Moscou. II. 1850, VI. 1853.

849. **Aradas, A.,** Descrizione delle conchiglie fossili di Gravitelli presso Messina. Atti accad. gioenia (2) IV. 1847. p 57—88.

850. **Baudon, A.,** Observations sur les coquilles fossiles de St. Felix (Oise). Journ. de Conchyl. IV. 1853.

851. **Bayan, F.,** Sur les terrains tertiaires de la Vénétie. Bull. soc. géol. France (2) XXVII. 1870. p. 444 p. (Fortisia, n. g. von Orthostomen mit verdickter Lippe.)

852. **Bellardi, Lu.,** I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Mem. R. Accad. sc. Torino 1872 ff.

853. **Bellardi, L., e G. Michelotti,** Saggio orittografico sulla classe dei Gasteropodi fossili dei terreni terziarii del Piemonte. 8 T. Mem. acc. Torino (2) VIII. 1841.

854. **Benoist, E. A.,** Coquilles fossiles des terrains tertiaires moyens du sud-ouest de la France. Description des Céphalopodes, Ptéropodes et Gastropodes opisthobranches. 5 Pl. Act. Soc. linn. Bordeaux. XLII. 1889.

855. **Berendt,** Marine Diluvialfauna in Westpreussen. Zeitschr. d. d. geol. Ges. XVIII, 1867. p. 174—176.

856. **Beyrich, E.,** Die Conchylien des norddeutschen Tertiärgebirges. Zeitschr. d. d. geol Ges. V. 1853. VI. 1854. VIII, 1856 — auch separat Berlin 1856 und 1857.

857. **Binkhorst van den Binkhorst,** Monographie des Céphalopodes et des Gastéropodes de la craie supérieure de Limbourg I. Bruxelles et Maestricht 1861.

858. **Böhm, Johs.,** Die Gastropoden des Marmolatakalkes. 7 T. Paläontogr. XLII. 1895, p. 211—308.

859. **Böttger, O.,** Ueber die Fauna der Corbiculaschichten im Mainzer Becken. Palaeontogr. N. F. IV. 5. XXIV. 1877. p. 185—219.

860. ——, Die Conchylien der unteren Tertiärschichten (von Sumatra). Verbeek, Böttger und v. Fritsch, Tertiärform. von Sumatra. I. 1880. p. 29—120.

861. **Boucher, Henry du,** Matériaux pour un Catalogue des Coquilles fossiles du bassin de l'Adour, l'Atlas conchyliologique de Grateloup, revisé et complété. Dax. 1885.

862. **Brocchi, G. B.,** Conchiologia fossile subapennina . . . 2 Vols. Milano 1814.

863. **Brömme, Chr.,** Die Conchylien-Fauna des Mosbacher Diluvialsandes. Jahrbb. Nassau. Ver. Naturk. XXXVIII. 1886. p. 72—80.

864. **Brongniart, A.,** Notes sur les Coquilles fossiles qui se trouvent dans les terrains décrits par M. Studer (Stockhorn) . . . Ann. sc. nat. XI. 1827.

865. **Bronn, H. E.,** Beschreibung der Petrefakten in: Reiss, W., Mittheilungen über die tertiären Schichten von Santa Maria, der südlichsten der Azoren, und ihre organischen Einschlüsse. 1. T. Neues Jahrb. Mineralogie. 1862.

866. **Brown, T.,** An Atlas of the fossil Conchology of Great Britain and Ireland. With descriptions of all the species. London 1889.

867. **Brugnone, G. Abb.,** Le Conchiglie plioceniche delle vicinanze di Caltanisetta. 1 T. Bull. soc. malac. it. VI. 1880. p. 85—158.

868. **Brusina, F.,** Orygoceras, eine neue Gasteropodengattung der Melanopsiden-Mergel Dalmatiens. 1 T. Mojsirovics and Neumayr, Beitr. z. Paläont. Oesterr. II. 1882. p. 33—96.

869. ——, Frammenti di Malacologia terziaria Serba. 1 T. Estr. dai ann. géol. de le penins. balkan Žujovic. IV. 1895. p. 25—74.

870. ——, La Collection néogène de Hongrie, de Croatie, de Slavonie et de Dalmatie à l'exposition de Budapest. Agram 1896.

871. **Bukowski, Gejza v.,** Die levantanische Molluskenfauna der Insel Rhodus. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Cl. LXIII. 1895.

Digitized by Google

872. **Capellini, G.,** Gli strati a Congerie o la formazione gessosa-solfifera nella provincia di Pisa e nei dintorni di Livorno. 9 T. Atti Accad. Linc. Mem. cl. fis. V. 1881. p. 375—427.

873. **Caziot,** Étude stratigraphique et nouvelles recherches sur les Mollusques du terrain lacustre inférieure de Provence (Danien). Bull. soc. géol. France. XVIII. 1889. p. 223—228.

874. **Clessin, S.,** Die Conchylien der obermiocänen Ablagerung von Undorf. 1 T. Malakoz. Bl. N. F. VII. 1885. p. 71—75.

875. **Conrad, T. A.,** Catalogue of the miocene shells of the Atlantic Slope. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1862. p. 559—586.

876. ——, Zahlreiche Aufsätze über cretaceische und tertiäre Mollusken Amerikas. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia I. 1841 ff. Sillim. Amer. Journ. (2) I. 1896 ff. U. S. Naval astrom. exped. South Hemisph. 1855. . . .

877. **Cooper, J. G.,** On fossil and subfossil Land Shells of the United Staates, with notes on living species. Bull. calif. ac. sc. I. 1886. p. 235—255.

878. **Cossmann, M.,** Description d'espèces du terrain tertiaire des environs de Paris. Journ. de Conchyl. XXX. 1882 ff.

879. ——, Contribution à l'étude de la faune de l'étage bathonien en France (Gastropodes). 18 Pl. Mém. Soc. géol. France (3) III. 1885.

880. ——, Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'éocène des environs de Paris. Ann. Soc. R. malac. Bel. XXI. 1886. XXVI. 1893.

881. ——, Révision sommaire de la faune du terrain oligocène marin aux environs d'Étampes. Journ. de Conchyl XL. 1893. p. 330—375. XLI. 1894. p. 297—313.

882. ——, Essais de paléoconchylioloie comparée. Paris 1895 ff.

883. **Dall, W. H.,** Contributions to the tertiary fauna of Florida. Part. I. Pulmonate Opisthobranchiate and orthodont Gastropods. 12 Pl. 200 p. Trans. Wagner Free Inst. Sc. Philad. III. 1891.

884. ——, Diagnoses of new tertiary fossils from the Southern United States. Proc. U. St. nat. mus. XVIII. Washington 1895.

885. **Degrange-Touzin, A.,** Étude préliminaire des Coquilles fossiles des faluns des environs d'Orthez et de Salies-de-Béarn (Basses-Pyrénées.) 2 Pl. Act. Soc. Linn. Bordeaux XLVII. 1895. p. 331—457, 458—459.

886. **Depontaillier, J.,** Fragments d'un catalogue descriptif des fossiles du pliocène des environs de Cannes. Journ. de Conchyl. XXXII. 1884. p. 22—86.

887. **Deshayes, G. P.,** Mém. géologique sur les fossiles du Valmondois et principalement sur les coquilles fossiles perforantes découvertes dans le grès marin inférieur. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris I. 1823.

888. ——, Description des coquilles fossils des environs de Paris. 3 Vols. Paris 1824—37.

889. ——. Description les coquilles caractéristiques des terrains. Strassbourg 1831.

890. ——, Description de coquilles fossiles recueillies en Crimée . . . Mém. Soc. géol. France. III. 1838.

891. ——, Description des animaux sans vertébres découverts dans le bassin de Paris. Paris 1860—1866.

892. **Dollfuss, Gust. et Ph. Dautzenberg,** Étude préliminaire des coquilles fossiles des Faluns de la Touraine. Feuille des Jeunes Naturalistes 1886. 28 p.

893. **Dunker, W.,** Ueber die im Muschelkalke von Oberschlesien bis jetzt gefundenen Mollusken. Palaeontographica. I. 1851.

894. **Edwards, Fr. E.,** A Monograph of the Eocene Mollusca or descriptions of Shells from the older tertiaries of England. London 1849 ff.

895. **Everest, R.,** Memorandum on the fossil Shells discovered in the Himalayan Mountains. Asiat. research. phys. Cl. II (XVIII). 1833.

896. **Férussac, Baron A. E. T. P. J. Fr. d'Audebard de,** Considérations générales sur les Mollusques terrestres et fluviatiles et sur les fossiles des terrains d'eau douce. Paris 1812.

897. **Fontannes, F.,** Étude sur les faunes malacologiques miocènes des environs de Tersanne et de Hauterives (Drôme). Revue des sc. naturelles. Montpellier 1878.

898. ——, Description de quelques espèces et variétés nouvelles des terrains néogènes du plateau de Cucuron. 2 Pl. Bull. soc. géol. France. VI. 1878. p. 513—529.

899. ——, Description sommaire de la faune malacologique des formations saumâtre et d'eau douce d'Aix (Bartonien-Aquitanien) dans le Bas-Longuedoc et le Dauphiné. 7 Pl. Lyon 1884.

Digitized by Google

900. **Fontannes, F.,** Contribution à la faune malacologique des terrains néogènes de la Roumanie. 1 Pl. Lyon 1887.

901. ——, Faune malacologique des terrains néogènes de Roumanie. 2 Pl. Arch. mus. d'hist. nat. Lyon VI. 1887. p. 321—365.

902. **Foresti, L.,** Contribuzione alla Conchiliologia terziaria italiana. Bologna 1884.

903. **Fuchs, Th.,** Die Conchylienfauna der Eocänbildungen von Kalinowka im Gouvernement Cherson im südlichen Russland. St. Petersburg 1869.

904. —, Beitrag zur Kenntniss der Conchylienfauna des Vicentinischen Tertiärgebirges. 1. Abth. . . . Wien 1870.

905. **Fucini, A.,** Molluschi e Brachiopodi del Lias inferiore di Longobucco (Cosenza). 3 T. Bull. Soc. malac. it. XVI. p. 9—64.

906. — —, Nuovi fossili della Oolite inferiore del Capo S. Vigilio sul Lago di Garda. 1 T. Bull. soc. malac. it. XVIII. 1895. p. 118—138.

907. **Galvani, D.,** Illustrazione delle Conchiglie fossili marine rinvenute in un banco calcare madreporitico in San Filippo inferiore presso Messina. Nuov. ann. delle sc. nat. Bologna (2) IV. 1895.

908. **Giebel, C. G.,** Tertiäre Conchylien aus dem Bernburgischen. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Halle XII. 1858.

909. **Gottsche, C.,** Ueber das Miocän von Rheinbeck und seine Molluskenfauna. Verhandlgn. Ver. f. naturw. Unterhaltg. Hamburg. III. 1878. p. 175—191.

910. — —, Lithoglyphus naticoides Fér. aus dem unteren Diluvium von Berlin. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1886. p. 74—76.

911. **Grateloup,** Tableau des Coquilles fossiles, qu'on rencontre dans les terrains tertiaires (faluns) des environs de Dax, dans le dépt. des Landes. Bull. Soc. Linn. Bordeaux II. 1827. — Actes Soc. Linn. Bordeaux V. 1832 ff.

912. — —, Introduction à la Conchyliologie fossile des terrains tertiaires du bassin de l'Adour. ibid. VIII. 1836.

913. — — —, Mémoire conchyliologique sur quelques genres fossiles de Mollusques des ordres Ptéropodes et Gastéropodes, découverts dans les couches tertiaires du Bassin de l'Adour, aux environs de Dax. 2 Pl. Act. Soc. Linn. Bordeaux VIII. 1836.

914. **Gregorio, A. de,** Iconografia conchiologica mediterranea vivente e terziaria. Ann. géol et de paléont. Palermo 1889 ff.

915. ——, Fauna di S. Giovanni Ilarione (Parisiano). Monografia P. I. Cefalopodi e Gasteropodi. Palermo 1880.

916. **Greppin, Ed.,** Étude sur les mollusques des couches coralligènes d'Oberbuchsitten. 7. Pl. 109 p. Mém. Soc. paléont. Suisse XX. 1894.

917. **Guppy Lechmere,** On the tertiary mollusca of Jamaica. Quart. Journ. geol. Soc. London XXII. 1868. p. 281—297.

918. **Haas, H. J.,** Verzeichniss der in den Kieler Sammlungen befindlichen fossilen Molluskenarten aus dem Rupelthone . . . 4 T. 34 S. Schrift. naturw. Ver. Schleswig-Holstein. VIII. 1890.

919. **Hamlin, C. E.,** Results of an examination of Syrian Molluscan Fossils, chiefly from the range of Lebanon. 6 Pl. 68 p. Mem. mus. compar. zool. X 1885.

920. **Handmann, R.,** Die fossile Conchylienfauna von Leobersdorf im Tertiärbecken von Wien. 8 T. Münster 1887.

921. ——, Kurze Beschreibung der häufigsten und wichtigsten Tertiärconchylien des Wiener Beckens. 8 T. Münster 1889.

922. **Harris, A.,** New and otherwise interesting tertiary Mollusca from Texas. 9 Pl. Proc. Ac. Nat. Sc. Philad. 1895. p. 45—88.

923. **Hébert et E. Eudes-Deslongchamps,** Mémoire sur les fossiles de Montreuil Bellay. 9 Pl. Bull. Soc. Linn. Normand. Caen V. 1860.

924. **Heilprin, A.,** On some new lower Eocene Mollusca from Clarke C. Alabama . . . . Proc. Ac. nat sc. Philadelphia 1880.

925. — —, On the relative ages and classification of the post-eocene tertiary deposits of the Atlantic Slope. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1882. p. 150—186

926. — —, The Miocene Mollusca of the State of New Jersey. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1887. p. 397—405.

927. —, The eocene Mollusca of the State of Texas. 1 Pl. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1890. p. 393—406.

928. **Hilber, V.,** Neue und wenig bekannte Conchylien aus dem ostgalizischen Miocän. 4 T. Abhandlg. k. geol. Reichsanstalt. Wien 1883.

Digitized by Google

929. **Hilber, V.,** Sarmatisch-miocäne Conchylien Oststeiermarks. 1 T. Mittheil. naturw. Ver. Steiermark 1891. p. 235—248.
930. **Hilgendorf, F.,** Planorbis multiformis im Steinheimer Süsswasserkalk. Berlin 1867.
931. ——, Zur Streitfrage des Planorbis multiformis. 1879.
932. ——, Ueber Hyatt, the genesis of the tertiary species of Planorbis at Steinheim. Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1881. p. 95—100.
933. **Hoernes, Mor.,** Ueber die Gastropoden und Acephalen der Hallstädter Schichten. Ueber Gastropoden aus der Trias der Alpen und aus den östlichen Alpen. Denkschr. math. naturw. Cl. k. Ak. Wien IX. 1855, und Wiener Sitzgsber. XV. 1855 ff.
934. ——, Die fossilen Mollusken des Tertiärbeckens von Wien, unter der Mitwirkung von Paul Partsch. Wien 1856 ff., beendet von A. Reuss.
935. **Hoernes, R.,** und **W. Aninger,** Die Gastropoden der Meeres-Ablagerungen der ersten und zweiten miocänen Mediterran-Stufe in der österreichisch-ungarischen Monarchie. Wien 1891.
936. **Holzappel, E.,** Die Mollusken der Aachener Kreide. Palaeontogr. XXXIV. 1888. XXXV. 1888 und 1889. p. 268.
937. **Hudleston, W. H.,** and **E. Wilson,** A Catalogue of british jurassic Gasteropoda, comprising the genera and species hitherto described . . . London 1892.
938. **Hutton, F. W.,** The Mollusca of the Pareora and Oamaru systems of New Zealand. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) I. 1887. p. 205—237.
939. ——, The pliocene Mollusca of New Zealand. 4 Pl. Macleay Memor. Vol. 1893. p. 35—90.
940. **Hyatt, A.,** Transformations of Planorbis at Steinheim, with remarks on the effects of gravity upon the forms of Shells and Animals. 1 Pl. Proc. Amer. Assoc. Adv. sc. Boston 1880. p. 527—549.
941. ——, The genesis of the tertiary species of Planorbis at Steinheim. 10 Pl. 114 p. Annivers. Mem. Boston soc. nat. hist. 1882.
942. **Jamieson, T. F.,** On the Crag Shells of Aberdeenshire and the Gravel-beds containing them. Quart. Journ. Geol. Soc. London XXXVIII. 1885. p. 145—159.
943. **Jenkins, H. M.,** On some tertiary Mollusca from Mount Séla, in the island of Java. 2 Pl. Quart. Journ. geol. soc. London XX. 1864. p. 45—73.
944. **Keyes, Ch. R.,** Preservation of color in fossil shells. Nautilus IV. 1893. p. 30—31.
945. **Kittl, E.,** Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian der südalpinen Trias. Ann. k. naturhist. Hofmus. Wien IV. 1890. VII. 1892. IX. 1894.
946. **Klebs, R.,** Beitrag zur Kenntniss fossiler Conchylien Ostpreussens. Malakoz. Bl. N. F. IV. 1886. p. 149—160.
947. ——, Gastropoden im Bernstein. 1 T. Jahrb. k. preuss. geol. Landesanstalt. Berlin 1886.
948. **Klika, Gl.,** Die tertiären Land- und Süsswasser-Conchylien des nordwestlichen Böhmen. 115 Textfig. 122 p. Arch. naturw. Landesdurchforsch. Böhmen VII. 1891.
949. **Koch, F. E.,** Ueber die Classificirung der Pleurotomidae mit besonderer Berücksichtigung der in Mecklenburg vorkommenden fossilen Arten. Arch. Ver. Fr. Naturg. Mecklenburg XXXII. 1879. p. 40—57.
950. ——, Die Ringicula des norddeutschen Tertiär, eine paläontologische Studie. 2 T. Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg XL. 1886.
951. **Koenen, A. v.,** Der Miocän Norddeutschlands und seine Molluskenfauna. Schrift. Ges. zur Beförderg. d. ges. Naturw. Marburg 1874.
952. ——, Die Gastropoda holostomata und tectibranchiata, Cephalopoda und Pteropoda des norddeutschen Miocäns. 3 T. N. Jahrb. f. Mineral., Geol. und Palaeontolog. 2. Beilage-Band.
953. **Koken, E.,** Ueber die Entwicklung der Gasteropoden vom Cambrium bis zur Trias. 5 T. N. Jahrb. f. Miner. Geol. und Paläontol. VI. Beilage Band.
954. **Koninck, L. de.,** Description des Coquilles fossiles de l'argile de Basele, Boom Schelle etc. Mém. ac. r. Bruxelles XI. 1838.
955. **Krauss, Ferd.,** Mollusken der Tertiärformation von Kirchberg. Württemb. naturw. Jahreshefte VIII. 1852.
956. **Lamarck, J. B. P. de,** Mémoire sur les fossils des environs de Paris, comprenant la détermination des espèces, qui appartennent aux animaux sans vertèbres . . . . Ann. Mus. d'hist. nat. I—XIV. Paris 1802—1809.
957. ——, Recueil de planches de Coquilles fossiles de Paris . . . Paris 1823.
958. **Laube, G.,** Die Fauna der Schichten von St. Cassian. Denkschr. k. Ac. Wiss. Wien 1865 und 1868.

Digitized by Google

959. **Laube, G.,** Die Gasteropoden des braunen Jura von Balin. Sitzgsber. k. Ak. Wiss. Wien 1866.

960. **Lea, H. C.,** Catalogue of the tertiary Testacea of the United States. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia IV. 1848.

961. **Locard, A.,** Description de la faune malacologique des terrains quaternaires des environs de Lyon. 1 Pl. 207 p. Lyon 1879.

962. ——, Description des Mollusques fossiles des terrains inférieurs de la Tunisie . . . Exploration scientif. de la Tunisie. Paris 1889.

963. **Loriol, P. de,** Études sur les mollusques des couches coralligènes inférieures du Jura Bernois . . . Abhandlgn. schweiz. paläont. Ges. XIII. 1887 ff.

964. ——, Description des Mollusques et Brachiopodes des couches séquaniennes de Tonnerre (Yonne). 11 Pl. 213 p. Abhandlgn. schweiz. paläont. Ges. XX. 1893.

965. ——, Étude sur les Mollusques du Rauracien inférieur du Jura Bernois . . . 9 Pl. Abhandlgn. schweiz. paläont. Ges. XXI. 1895. 129 p.

966. **Ludwig, B.,** Meer-Conchylien aus der productiven Steinkohlen-Formation an der Ruhr. 3 T. Paläontogr. X. 1862. p. 276—291.

967. ——, Fossile Conchylien aus den Tertiär-Ablagerungen der beiden Hessen und der bayerischen Rhön. 12 T. Paläontogr. XIV. 1865. p. 40—97.

968. **Lycett, J.,** Tabular view of fossil Shells from the Middle division of the inferior Oolithe in Gloucestershire. Ann. of nat. hist. (2) VI. 1850.

969. **Maillard, G.,** et **A. Locard,** Monographie des Mollusques tertiaires terrestres et fluviatiles de la Suisse. Abhandlgn. d. schweiz. paläont. Ges. Genève 1891—1893.

970. **Mantell, G. A.,** Notice of Molluskite, or the fossilized remains of the soft parts of Mollusca. Sillim. Amer. Journ. XLV. 1843. p. 243—247.

971. **Martens, E. v.,** Fossile Süsswasser-Conchylien aus Sibirien. 1 T. Zeitschr. d. d. geol. Ges. XXVI. 1874. p. 741.

972. **Martin, K.,** Die Fossilien von Java . . . Mollusken. Heft 1—4. 20 T. 132 p. Leiden 1895.

973. **Mayer, Charles,** Description de Coquilles fossiles des terrains tertiaires du midi de la France. Journ. de Conchyl. V. 1856. VI. 1857.

974. ——, Verzeichniss der im Kalk der Insel Baxio bei Porto santo fossil vorkommenden Mollusken. Vierteljahrsber. naturf. Ges. Zürich II. 1857.

975. ——, Description de Coquilles nouvelles des étages supérieurs des terrains tertiaires. Journ. de Conchyl. VI. 1857. VII. 1858.

976. ——, Uebersicht der von ihm neu aufgestellten Arten von Tertiär-Conchylien. N. Jahrb. Mineral. 1860, p. 207 ff.

977. **Mayer-Eymar, C.,** Descriptions des Coquilles fossiles des terrains tertiaires supérieurs. 1 Pl. Journ. de Conchyl. XXV, 1877 ff.

978. ——, Descriptions des Coquilles fossiles des terrains tertiaires inférieurs. Ibid. XXXV, 1888. XXXVI. 1890. XXXVIII. 1892. XLI. 1895. XLII. 1896.

979. **M'Coy,** British palaeozoic fossils 1832.

980. **Meek, F. B.,** and **F. V. Hayden,** Descriptions of new species of Gasteropoda from the cretaceous formations of Nebraska Territory (5 Aufsätze). Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia III. 1856.

981. **Melleville,** Mémoire sur les sables tertiaires inférieurs du bassin de Paris, avec la description de 78 espèces de Coquilles fossiles inédites de ce terrain. Paris 1843.

982. **Michaud, G.,** Description de Coquilles fossiles découvertes dans les environs de Hauterive (Isère). Ann. soc. Linn. Lyon (n. s.). II. 1855.

983. **Moericke, W.,** Die Gastropoden und Bivalven der Quiriquina-Schichten. 1. T. N. Jahrb. f. Mineral. Beilagebd. X. 1895. p. 95—114.

984. **Monterosato, March. T. Allery,** Molluschi fossili quaternarii di S. Flavia. Natural. Sicil. Ann. X. 1894. p. 96—104, 120—125.

985. **Morlet, L.,** Catalogue des coquilles fossiles recueillies dans quelques localités récemment exploités du bassin de Paris . . . 3 Pl. Journ. de Conchyl. XXXVI. 1890. p. 136—220.

986. **Morris, J.,** and **J. Lycett,** A Monograph of the Mollusca from the great oolite, chiefly from Minchinhampton and the coast of Yorkshire. 3 Parts. London 1850—54.

987. **Mortillet, G. de,** Coquilles terrestres et d'eau douce des Sables blancs à Elephas primigenius . . . d'Abbéville. Bull. soc. géol. France (2) XX. 1863.

Digitized by Google

988. **Müller, Jos.**, Ueber die Gastropoden der Aachener Kreide. Progr. Aachen 1849.
989. **Neugeboren, J. L.**, Beiträge zur tertiären Petrefaktenkunde Siebenbürgens. Verhandlgn. u. Mittheilgn. d. Siebenbürg. Ver. IV. 1853 ff.
990. **Neumayr, M.**, Die Mittelmeer-Conchylien und ihre jungtertiären Verwandten. Jahrb. d. d. malak. Ges. VII. 1880. p. 201—224.
991. ——, Tertiäre Binnenmollusken aus Bosnien und der Herzegowina. 1 T. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt XXX. 1881.
992. ——, und **C. M. Paul**, Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens. 10 T. Abl. k. geol. Reichsanstalt VII. 1875. 111 p.
993. **Newton, B. Bullen**, Systematic list of the Frederick E. Edwards Collection of british oligocene and eocene Molluska in the British Museum . . . . 365 p. London 1891.
994. ——, On some new Species of british eocene Gastropoda, with remarks on two forms already described. 1 Pl. Proc. Malac. Soc. London I. 1895. p. 326—332.
995. ——, Note on some Molluscan remains lately discovered in the English Keuper. Journ. of Conchol. VII. 1895. p 413.
996. **Noulet, J. B.**, Mémoire sur les Coquilles fossiles des terrains d'eau douce du sud-ouest de la France. 9 Pl. Paris 1854.
997. **Nyst, P. H.**, Recherches sur les Coquilles fossile de la province d'Anvers. Bruxelles 1885.
998. ——, Description des Coquilles et des Polypiers fossiles des terrains tertiaires de la Belgique. Louvain 1844—45. Bonn 1846.
999. ——, Conchyliologie des Terrains tertiaires de la Belgique. I P. 28 Pl. Ann. Mus. r. d'hist. nat. Belg. sér. palaeontol. III. Bruxelles 1882.
1000. ——, et **G. D. Westendorp**, Description des Coquilles et des Polypiers fossiles des terrains tertiaires de la Belgique. 15 Pl. Mém. cour. et mém. de Sav. étrang. ac. Bruxelles XVII. 1845.
1001. **Oehmike, O.**, Der Bokuper Sandstein und seine Molluskenfauna. Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenburg XLI. 1887. p. 1—34.
1002. **Oppenheim, Paul**, Die Land- und Süsswasserschnecken der Vicentiner Eocänbildungen. Eine paläontologische zoogeographische Studie. 5 T. Denkschr. math. nat. Cl. k. Ak. Wiss. Wien LVII. 1891.
1003. **Orbigny, A. de**, Considérations sur l'ensemble des Mollusques Gastéropodes des terrains crétacés. Ann. sc. nat. (2) zool. XX. 1843.
1004. ——, Paléontologie universelle des Coquilles et des Mollusques. Paris 1846.
1005. ——, Paléontologie des Coquilles et Mollusques étrangers à la France. Paris 1846.
1006. **Pechaud, J.**, et **J. R. Bourgignat**, Monographie des genres Pechaudia et Hagenmülleria découverts en Algérie, par Jean Pechaud; suivies de la description d'une nouvelle Lhoterellia . . . Paris 1881.
1007. **Penecke, A.**, Die Molluskenfauna des untermiocänen Süsswasserkalkes von Reun in Steiermark. 1 T. Zeitschr. d. d. geol. Ges. XVIII. 1892. p. 346—368.
1008. **Pereira da Costa**, Gastropodes dos depositos tertiarios de Portugal. Commissão geologico de Portugal. Lisboa 1866 ff.
1009. **Philippi, R. A.**, Remarks on the molluscous animals of South Italy in reference to the Mollusca of the tertiary period. Quart. journ. geol Soc. London I. 1845. II. 1846.
1010. **Picaglia, L.**, Contributio alla Malacologia fossile dell' Emilia. Molluschi terrestri e fluviatili del Modenese e Reggiano Atti Soc. nat. Modena (3) XI. 1894. p 157—177.
1011. **Pictet, F. J.**, Description des Mollusques fossiles qui se trouvent dans les grès verts des environs de Genève. 15 Pl. Mém. Soc. phys. et hist. nat. Genève XI. 1848.
1012. ——, et **W. Roux**, Dasselbe, Fortsetzung. Ibid. XII. 1849. XIII. 1854.
1013. ——, Note sur la concession des Mollusques gastéropodes pendant l'époque crétacée dans la région des Alpes suisses et du Jura. Arch. sc. phys et nat. Genève 1864.
1014. ——, Terrain crétac. de St. Croix.
1015. **Pollonera, C.**, Molluschi fossili post-pliocenci del contorno di Torino. 1 T. Mem. r. acc. sc. Torino (2) XXXVII. 1996. p. 25—56.
1016. **Ponzi, G.**, e **R. Meli**, Molluschi fossili del Monte Mario presso Roma. 1 T. Atti r. acc. Lincei (4) Mem. cl. fis. III. 1888. p. 672—698.
1017. **Reibisch, Th.**, Verzeichniss der bisher in den diluvialen Mergeln von Cotta bei Dresden aufgefundenen Conchylien. Sitzgsber. und Abhandlgn Ges. Isis. Dresden 1892.

Digitized by Google

1018. **Remelé, Ad.,** Ueber einige Glossophoren aus Unter-Silurgeschieben des norddeutschen Diluviums. 1 T. Zeitschr. d. d. geol. Ges. XLI. 1889. p. 162—170.

1019. **Reuss, A.,** Die fossilen Mollusken der tertiären Süsswasserkalke Böhmens. 3 T. Sitzgsber. k. Ak. Wien 1860. Phys. math. Cl. XLII. p. 55—83.

1020. **Sacco, Fed.,** Fauna malacologica delle alluvioni plioceniche del Piemonte. Mem. R. accad. sc. Torino (2) XXXVII. 1886.

1021. ——, I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Listi. Boll. Mus. zool. anat. Comp. Torino. V. 1891. VII. 1892. VIII. 1893.

1022. **Sainte-Ange de Boissy,** Description des Coquilles fossiles du calcaire lacustre de Rilly-la-Montagne près Reims. 2 Pl. Mém. soc. géol. France (2) III. 1848.

1023. **Sandberger, F.,** Die Land- und Wasser-Conchylien der Vorwelt. Wiesbaden 1870 ff.

1024. ——, und **K. Koch,** Die Conchylien des Mainzer Tertiärbeckens. Wiesbaden 1858 ff.

1025. **Sandri, G. B.,** e **Fr. Danilo,** Elenco nominale dei Gasteropodi testacei marini raccolti nei dintorno di Zara e determinati. Zara 1856.

1026. **Say, Th.,** An account of some fossil shells from Maryland. Journ. ac. nat. sc. Philadelphia IV. 1824.

1027. **Scachi, A.,** Notizie intorno alle Conchiglie ed a' Zoofiti fossili che si trovano nelle vizinanze di Gravina in Puglia. 2 Pl. Napoli 1836.

1028. **Schauroth, von,** Die Schalthierreste der Lettenkohlenformation des Grossherzogthums Coburg. 3 T. Zeitschr. d. d. geol. Ges. IX. 1857.

1029. **Semper, J. O.,** Zur Kenntniss der Gasteropoden des nordalbingischen Glimmerthons. Arch. Ver. Naturg. Mecklenburg XI. 1857.

1030. **Serres, Marc. de,** Description de quelques Mollusques nouveaux des terrains infrajurassiques et de la craie compacte inférieure du midi de la France. 2 Pl. Ann. sc. nat. (2) zool. XIV. 1840. Act. Soc. Linn. Bordeaux XII. 1841.

1031. **Sharpe, D.,** Report on the fossil remains from the palaeozoic formations of the United States. Quart. Journ. geol. Soc. London IV. 1848.

1032. **Sowerby, J.,** The mineral conchology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the earth. 6 Vols. London 1812—30.

1033. **Speyer, O.,** Die Conchylien der Casseler Tertiärbildung. Cassel 1862 ff.

1034. **Spreafico, Em.,** Conchiglie marine nel terreno erratico di Cassina Rizzardi presso Fino. Atti della soc. ital. sc. nat. XVII. 1876.

1035. **Stefani, C. de,** Molluschi continentali fino ad ora notati in Italia nei terreni pliocenici, ed ordinamento di questi ultimi. Atti Soc. Toscana II. 1876. p. 130 ff. III. 1878. p. 274 ff.

1036. ——, Iconografia dei nuovi molluschi pliocenici d'intorno Siena. 3 T. Bull. soc. malac. it. XIII. 1890.

1037. **Stoliczka, F.,** Die Gasteropoden und Acephalen der Hierlatz-Schichten. Sitzgsber. Wien. Ak. XLII. 1861.

1038. ——, Cretaceous fauna of Southern India (Cephalopoda, Gasteropoda, Pelecypoda). Mem. Geol. Survey India. Palaeontologia indica. Calcutta 1863 ff.

1039. ——, Kjoekkenmöddings der Andaman-Inseln. Proc. asiat. Soc. of Bengal 1870. p. 1—11.

1040. **Tausch, Leop.,** Ueber einige Conchylien aus dem Tanganyika-See und deren fossile Verwandte. 2 T. Sitzgsber. k. Ak d. Wiss. Wien. math.-nat. Cl. XC. 1885. p. 56—70.

1041. **Thomae, C.,** Fossile Conchylien aus den Tertiärschichten bei Hochheim und Wiesbaden. Jahrb. Ver. Naturk. Nassau II. 1845.

1042. **Tiberi, N.,** Cefalopodi, Pteropodi, Eteropodi viventi nel mediterraneo, e fossili nel terreno terziario italiano. Bull. Soc. malac. it. VI. 1880. p. 5—49.

1043. **Tullberg, S. A.,** Die Versteinerungen aus den Aucellen-Schichten Nowaja-Semljas. 2 T. Bihangk Svensk. Vet. Ak. Handl VI. 1881.

1044. **Vèzian, Al.,** Mollusques et zoophytes des terrains nummulitique et tertiaire marin de la province de Barcelone. Montpellier 1856.

1045. **Vincent, G.,** Liste des Coquilles du Tongrien inférieur du Limbourg Belge. Ann. Soc. r. malac. Belg. XXI. 1886. mém. p. 3—16.

Digitized by Google

1046. **Vogel, Fr.,** Beiträge zur Kenntniss der holländischen Kreide. Leiden 1895.

1047. **Widborne, G. F.,** Notes on some Fossils, chiefly Mollusca, from the inferior Oolite. 5 Pl. Quart. journ. geol. Soc London XXXIX. 1884. p. 487—540.

1048. **White, C. A.,** Fossils of the Jura-Trias of South-eastern Idaho. Bull. geol. geogr. Surv. Terr. V. 1880. p. 105—118.

1049. ——, A Review of the non marine Mollusca of North America. 32 Pl. Annual report of the Director of the N. S. geological Survey 1881—1882. Washington 1883.

1050. ——, On the relation of the Laramie Molluscan Fauna to that of the succeeding freshwater Eocene and other groups. 5 Pl. Bull U. S. Geol. Survey IV. Washington 1889.

1051. **Wood, Searles V.,** A Monograph of the Crag Mollusca with descriptions of Shells from the upper tertiaries of the British isles. T. Univalves 21 Pl. London 1848. II. Bivalves 31 Pl. 1850—1856.

1052. **Zekeli, L. Fr.,** Die Gastropoden der Gosaugebilde. 23 T. Abhandlgn. k. geol. Reichsanstalt. I. 1852. Dazu: Reuss, Kritik. Wiener Sitzgsber. math. nat. Cl. XI. 1853.

1053. **Zittel, K. v.,** Fossile Mollusken und Echinodermen aus Neuseeland, nebst Beiträgen von Fr. v. Hauer und E. Süss. (Novara-Expedition). Wien 1864.

Digitized by Google

Erste Ordnung.

Prosobranchia, Vorderkiemer.

Soweit das Nervensystem bekannt ist, streptoneure Gastropoden. Die Vorkammer des Herzens vor der Kammer gelegen. Fühler nie einstülpbar. In der Regel mit einer Schale und einem Deckel versehen, Fast sämmtlich getrennt geschlechtlich.

Bewohner aller Meeresregionen, aller Binnengewässer und aller Länder, mit Ausnahme der arktischen terrestrischen Gegenden. Einige schmarotzen an Echinodermen.

Allgemeine Bemerkungen.

a. Aeussere Merkmale.

Die ganze Unsicherheit, welche sich einer scharfen Diagnose der Gastropoden im Allgemeinen hindernd in den Weg stellte, macht sich bei den Prosobranchien in vollem Maasse geltend. Der Grund ist leicht einzusehen. Die Vorderkiemer sind die ältesten Schnecken, deren biologische Amplitude sich infolge dessen am meisten ausgedehnt hat, nach jeder Richtung. Wir treffen sie als Bodenformen in allen Tiefen und allen Breiten der Meere, in den Binnengewässern aller Zonen und als Landthiere in allen Erdtheilen mit Ausnahme der kalten Gegenden (sowohl in horizontaler als verticaler Beziehung). Die Wärme macht sich weiter bei den marinen Formen insofern geltend, als eupelagische auf die warmen Meerestheile beschränkt sind, wo verschiedene Gruppen (Heteropoden und Janthiniden) zeitlebens hausen, andere nur im Larvenzustande. Hierzu kommen noch eine Anzahl Schmarotzer an Echinodermen, ja es scheint, dass alle parasitischen Gastropoden den Prosobranchien zuzuzählen sind.

Eine solche Verschiedenheit des Aufenthaltes und der Lebensweise bedingt naturgemäss eine grossartige Differenzirung in jeder Hinsicht, wiewohl noch eine ganze Reihe von morphologischen Eigenthümlichkeiten übrig bleibt, welche aus den äusseren Lebensbedingungen abzuleiten nicht gelingen will.

Digitized by Google

Das grösste Gleichmaass des Aeusseren zeigen im Allgemeinen die Bewohner des Landes und der Binnengewässer, welche alle die Kegelschraube des Hauses und fast alle das Operculum bewahrt haben, zugleich mit der allgemeinen Morphologie des Kopfes, des Kriechfusses, der Sinneswerkzeuge, der Radula u. s. w.

Umgekehrt in der See. An den Felsen der Gezeitenzone sehen wir bei alterthümlichen Formen die Neigung, die ursprüngliche Symmetrie in der Schale wieder herzustellen, wobei ein flacher Napf auf verschiedenem Wege erreicht wird, je nach der Ausbildung der Pallialorgane, bald ohne Schalenausschnitt bei den Patellen, bald mit einem solchen in allen Abstufungen von einem einfachen Schlitz, der in eine Reihe von Löchern zerfallen kann, bis zu einer einzigen apicalen Oeffnung, *Pleurotomaria, Haliotis, Fissurella.* Dabei geht der Deckel in der weiteren Entwicklung verloren. Aehnliche Formen, unter entsprechenden Umständen gezeitigt, wiederholen sich an mehreren Stellen des Systems. Im Uebrigen macht die Kegelschraube der Schale alle möglichen Stufen durch nach Weite und Höhe, mathematischer Unregelmässigkeit und Auflösung, sowie nach Sculptur der Fläche und Ausformung des Mundsaumes. Am letzteren bedeutet ein Ausguss oder Sipho eine höhere Entwicklungsstufe, so dass die Holostomen tiefer stehen als die Siphonostomen. Völliger Verlust der Schale wird erklärlich bei pelagischer Existenz, wo wir die Schale bei gesteigertem Körperwachsthum zurückbleiben und schliesslich verschwinden sehen (Heteropoden), und bei parasitischer Lebensweise *(Helicosyrinx, Entocolax)*, doch ist es auch sonst nicht ohne Beispiel, indem die Schale zuerst durch Ueberwachsung zur inneren wird (Lamellariiden) oder ganz schwindet *(Titiscania).* Noch weniger lässt sich bei vielen Gruppen für den Schwund des Deckels ein Grund ausfindig machen, zuerst wohl noch bei Tiefseeformen.

Das Organ, welches der Gruppe den Namen gegeben hat, die Kieme oder das Ctenidium nämlich, kann so weit abändern, dass nur noch die durch dieselbe bedingte Lage zwischen Herzkammer und -vorkammer das Verhältniss andeutet, welches darin begründet ist, dass bei der Aufwindung die Pallialorgane am weitesten nach vorn verlagert wurden, ohne dass innerhalb der Ordnung wieder eine nennenswerthe Rückdrehung eingetreten wäre (s. o.). Während in den auf das Land ausgewanderten Gruppen bei weiter Athemhöhle die Kieme selbstverständlich ganz geschwunden ist, kommt solcher Verlust bei potamophilen nirgends vor, wohl aber im Meere bei der Anpassung an das Felsenleben, welches eine der Unterlage fest anschliessende flache Schale erzeugt und damit die Athemhöhle so weit verengern kann, dass sich um den Fuss herum secundäre Flächenvergrösserung nöthig macht unter der Form secundärer Kiemen im Umkreise des Mantels; ebenso kann der Parasitismus zum Kiemenverlust führen. Diesen Extremen stehen als ursprüngliches Verhalten paarige Kiemen mit zwei Vorkammern gegenüber, während auf der anderen Seite die höchste Complication durch Vereinigung zweier

Digitized by Google

übereinandergelegenen und miteinander communicirenden Räume erreicht wird, von denen der untere der Sauerstoffentnahme aus dem Wasser, der obere der aus der Luft dient *(Ampullaria)*.

Die Form der Kiemen kann wechseln zwischen einer mehr frei hervorragenden, mit schmaler Basis befestigten Feder und einem in ganzer Länge festgewachsenen Kamm. Ihre verschiedene Ausbildung und Lage hat die früheren Bezeichnungen der Scutibranchien, Cyclobranchien, Nucleobranchien u. a. m. veranlasst. Ebenso wie diese Namen zumeist nur noch historischen Werth haben, hat man darauf verzichten müssen, die auf dem Lande lebenden, der Kiemen entbehrenden Prosobranchien als Neurobranchien zusammenzufassen, welche man längere Zeit selbst den Lungenschnecken anreihte. Der Nachweis, dass die Auswanderung von Vertretern verschiedener Gruppen unternommen wurde, lässt das negative Merkmal nur noch im Lichte der Convergenzerscheinungen betrachten.

In Abhängigkeit von den Kiemen steht, wie erwähnt, das Herz, namentlich das Vorhandensein nur einer oder zweier Vorkammern, wonach die Monotocardien den Diotocardien gegenübergestellt werden. Von der Abtrennung der Heterocardien (Patellen) ist man meist wieder zurückgekommen. Ob Parasitismus völligen Schwund erzeugen kann (bei *Entocolax*), ist wohl noch nicht sichergestellt.

Wie früher angedeutet, ist die Hypobranchialdrüse, welche für die Reinhaltung des Athemwassers sorgt, ebenfalls in ihrer Ausbildung von der der Kieme abhängig.

Die Körpergestalt im Allgemeinen unterliegt, wenn man von der Schale bez. der Aufwindung absieht, keiner allzugrossen Differenzirung: wenigstens bilden die Umwandlungen der nackten und parasitischen Formen spärliche Ausnahmen. Sonst kann man überall Kopf, Fuss und Mantel deutlich unterscheiden, allerdings in der Einzelgestaltung sehr variabel, und namentlich dann in dem einen oder anderen Abschnitte zur Reduction geneigt, wenn das Thier eine sesshafte Lebensweise angenommen hat, wie sie unter sehr verschiedenen Bedingungen zu Wege kommt. Das Schmarotzerthum nicht nur macht die Schnecken sessil, sondern wir sehen auch manche sich an andere Unterlage festheften. Einen Uebergang kann man wohl erblicken in den Schnecken, welche auf Korallen hausen und sich von denselben überwachsen lassen. Manche, wie *Vermetus*, heften ihre Schalen fest, während *Hipponyx* sich selbst eine kalkige Unterlage durch Secretion erzeugt.

Am Kopf bleiben wenigstens die beiden nicht retractilen, d. h. einstülpbaren, sondern contractilen Fühler zumeist erhalten; grosse Unterschiede liegen in der Entwicklung der Schnauze und dem Vorhandensein oder Fehlen eines zum Theil einstülpbaren Rüssels von bisweilen ausserordentlicher Länge.

Der Fuss tritt am meisten zurück bei den sessilen, wiewohl andererseits gerade eine Ausbildung zu einem breiten Saugnapf wenigstens zeitweilige Sesshaftigkeit im Gefolge haben kann. Die Norm ist die gewöhn-

Digitized by Google

liche Gleitsohle, bisweilen in zwei Hälften zerlegt durch eine mediane Längsrinne, so wie bei anderen am Hinterende Bifurcation eintritt. Stärkere Gliederung, wobei die Sohle gewissermaassen durch einen Stiel am Körper befestigt ist, bedingt den Springfuss der Alaten, der aber auch bei den eupelagischen Larven wieder auftritt. Abgliederung eines besonderen Propodiums, das sich schützend über den Kopf legt, zeichnet manche grabende aus, während die schwimmenden Heteropoden den mittleren Theil beilartig hervortreten lassen. Auch kommt bei ihnen ein eigenthümlicher Schwanzanhang vor, der aber hier von der Flosse so weit entfernt ist, dass man ihn kaum als einen Theil des Fusses bezeichnen kann. Begriff und Grenzen des Fusses sind eben schwer festzulegen, sobald man in der Definition über die als Saugnapf oder Gleitsohle dienende Stelle der Ventralseite hinausgeht, wie denn unter diesem Gesichtspunkte die Heteropoden den eigentlichen Fuss nur noch als secundäres Geschlechtswerkzeug bewahrt und zur Bewegung einen benachbarten Hautabschnitt herangezogen und ausgebildet haben.

Von grosser Bedeutung und wechselnder Gestaltung sind seitliche Körperfalten, welche meist als Epipodien zum Fusse gerechnet werden, während allerdings einige Forscher ihnen andere Bedeutung zusprechen.

Eine mehr oder weniger freie Abgliederung des den Deckel tragenden Abschnittes bedingt verschiedenartige Gestalt des Fussrückens.

Mit der verschiedenen Form und Wirkungsweise des Fusses hängt eine sehr wechselvolle Ausstattung mit Fussdrüsen zusammen, sowie einzelne Theile, namentlich des vorderen Randes, durch Nervenreichthum besondere Sinnesfunctionen übernehmen können.

Die Oberfläche der Haut ist im Allgemeinen glatt, Falten und Runzeln entstehen bloss infolge von Contractionen und verschwinden wieder mit diesen; ebenso pflegt das Integument, bez. der Hautmuskelschlauch, dicht und derb zu sein; nur bei den Heteropoden schwillt er gewaltig an, indem er, um bei pelagischer Lebensweise das specifische Gewicht herabzudrücken, den Wassergehalt enorm steigert. Gleichzeitig wird dann das Gewebe durch Chondroideinlagerungen gestützt, die Oberfläche aber rauh.

Von differenzirten Sinneswerkzeugen dürften die beiden Otocysten mit einem Otolithen oder zahlreichen Otoconien die constantesten sein und nur bei einigen Schmarotzern und planktonischen Formen fehlen.

Das Auge, ursprünglich direct am Kopfe gelegen, dann an einem Aussenaste des Fühlers allmählich bis auf dessen Spitze heraufrückend, durchläuft eine Reihe von Entwicklungsstufen vom offenen Farbbecher bis zu einem mit einer Linse versehenen Organ, wobei durch einen zwischengelagerten Glaskörper ein weiter Zwischenraum zwischen ihr und der Retina erzeugt wird. Bei *Cerithidea* hat Pelseneer ein Mantelauge beschrieben (an Stelle des Osphradiums). Das Extrem bildet der Schwund des Auges, theils ohne allen ersichtlichen Grund, wie bei manchen Toxoglossen und Rhachiglossen, theils bei Schmarotzern, theils in der Tiefsee,

Digitized by Google

theils bei den pelagisch-treibenden Janthiniden, während umgekehrt die activ beweglichen, gleichfalls pelagischen Heteropoden die bestentwickelten Sehwerkzeuge besitzen.

Der Geruch ist in den meisten Fällen in den Osphradien localisirt, welche als doppelte oder gefiederte Längswülste zur Prüfung des Athemwassers neben den Ctenidien liegen. Wo auf dem Lande die Kieme zurücktritt, können die Fühler mehr zu seiner Uebernahme befähigt werden (Cyclostomiden).

Besondere Geschmackswerkzeuge sind mehr bei alterthümlichen Formen angegeben, als bei weiter abgeleiteten.

Als Tastwerkzeuge dienen neben der Haut im Allgemeinen in erster Linie die Fühler. Jedenfalls sind aber dahin auch zu rechnen mancherlei Anhängsel des Epipodiums und des Mantels, sowie die vordere Partie des Fusses, mag sie mehr abgerundet oder in Zipfel ausgezogen sein oder selbst fühlerförmige Fortsätze tragen.

Von allgemeinerer Bedeutung und nicht genau bekannter Function scheinen seitliche Sinnesknospen oder Leisten zu sein, die bei niederen Formen am Epipodium beschrieben wurden.

Fortpflanzung und Fortpflanzungswerkzeuge wechseln in recht weiten Grenzen. Wenn auch Haller's Angabe von der doppelten Gonade bei *Cemoria* noch bestritten wird, so ist doch die Scala der Variationen noch gross genug. Im Ganzen sind die Vorderkiemer getrenntgeschlechtlich, doch kommt mehrfach Hermaphroditismus vor, und zwar bei Gruppen, welche auch sonst etwas Besonderes haben, bei der ziemlich isolirt stehenden Süsswassergattung *Valvata* und bei den marinen, in vieler Hinsicht abweichenden Lamellariiden, auch bei *Entoconcha* und mehr gelegentlich bei Ampullarien; — im Allgemeinen findet Begattung statt, jedoch fehlt sie bei den niedrigsten Formen, welche die Zeugungsstoffe ausstossen und die Befruchtung dem Seewasser überlassen; — zumeist werden die Eier, in allerlei Laichform vereinigt, abgelegt, doch finden sich auch ovovivipare Gattungen, und zwar wieder solche, die Merkmale biologischer Sonderstellung an sich tragen, z. B. die potamophilen Paludinen und zum Theil die planktopelagischen Janthiniden. Von morphologischem Werth ist die Gestaltung des Penis, wo er vorhanden ist; nicht einstülpbar, sondern frei meist hinter dem rechten Fühler liegend, tritt er bei den erwähnten Paludinen in das Tentakel selbst ein. — Die höchste Differenzirung auf weiblicher Seite vollzieht sich wohl in der Trennung eines besonderen, in das Receptaculum führenden Begattungsporus von der eigentlichen Geschlechtsöffnung, durch welche die Eier abgelegt werden (Neritinen).

Die Entwicklung ist normaliter am einfachsten bei den ovoviviparen und den terrestrischen Formen, sie wird kaum complicirter bei den potamophilen; die eierlegenden marinen dagegen haben eine Veligerlarve, deren Segel sie zu zeitweiliger hemipelagischer Lebensweise befähigt. Bei vielen tropischen Arten werden die Segellappen so gross, dass sie der

Digitized by Google

Larve einen längeren, oft wohl jahrelangen eupelagischen Aufenthalt und eine weite planktonische Wanderung gestatten. Da sie zugleich noch allerlei andere Anpassungen an den Aufenthalt erworben haben, so machen sie eine echte Metamorphose durch. Diese wird am verwickeltsten bei den Larven der Lamellariiden, die zuerst eine weite Schwimmschale oder Scaphoconcha erwerben, dieselbe später abwerfen und dann erst als Bodenformen die zweite definitive Schale ausbilden und die Gestalt der Erwachsenen annehmen. Die Heteropoden sind vom Ei an eupelagisch. Die Entwickelung der parasitischen und der abyssicolen Formen ist fast ganz unbekannt.

b. Innere Merkmale.

Am wichtigsten für die morphologische Auffassung ist von den inneren Organen das Nervensystem, das nur bei einigen Schmarotzern vermisst wurde. Da die Prosobranchien die ursprünglichsten aller Gastropoden einschliessen, so finden wir auch bei ihnen den einfachsten Typus mit der geringsten Concentration. Wie weit von da aus die Umbildungen auch gehen mögen, immer bleibt bei den Vorderkiemern der Grundzug der Gastropodennerven erhalten, die Streptoneurie oder Chiastoneurie: die Visceralcommissur bildet überall die charakteristische, unter dem Darm gelegene Achter-Schlinge. Es ist das wesentlichste Resultat der modernen Zergliederungen, diesen Typus herausgeschält und gezeigt zu haben, dass die von Jhering aufgestellten Orthoneuren nur auf Missdeutung von mancherlei secundären Anastomosen beruhen. Die Concentration giebt sich nicht nur in verschiedenen Verkürzungen von Commissuren und Connectiven, oder Quer- und Längsbrücken, kund, sondern vor allem in der Zusammenziehung eines ausgedehnten Ganglienzellenbelags zu scharf begrenzten Nervenknoten. Am längsten bewahren noch die Centren des Fusses den Charakter sogenannter Markstränge, in denen eine innere Faserschicht von einer zelligen Rinde umschlossen wird. Mit der Concentration geht eine Vergrösserung der Nervenzellen Hand in Hand, oder besser eine Differenzirung in kleine und grosse Zellen. Die Cerebralganglien sind überall deutlich abgegrenzt. Ebenso kommen überall Buccalganglien vor. Etwas problematisch bleibt vielleicht noch die Deutung der Nerven, welche die Epipodialgebilde versorgen.

Am Darm bietet wohl das Stomatodaeum die meisten Verschiedenheiten. Einer kaum hervortretenden Schnauze steht andererseits ein enorm langer Rüssel gegenüber, der wohl die Körperlänge erreicht oder selbst übertrifft. Ebenso wechselt die Bewaffnung, sowohl in Bezug auf meist seitliche Kiefer wie auf die Radula. Erstere können fehlen oder als breite Conchiolinplatten die Seitenwände der Mundhöhle auskleiden. Ebenso kann die Radula völlig schwinden, bei Schmarotzern, bei *Corallio-philа* u. a., während sie auf der anderen Seite ausserordentliche Differenzen in der Bewaffnung zeigt, die noch jetzt der systematischen Eintheilung willkommene Handhaben bieten.

Digitized by Google

Die Speicheldrüsen wechseln an Zahl wie an Ausbildung. In der Regel paarig, können sie ihre Zahl verdoppeln, sie können acinös sein oder einfache Schläuche, es kann eine unpaare hinzutreten, die möglicherweise zu giftiger Wirkung sich steigert.

Der Darm selbst, wiewohl er bei Parasiten rudimentär werden und andererseits seine Länge und Aufwindung auf ein hohes Maass bringen kann, zeigt doch mässige Verschiedenheiten in Bezug auf die Differenzirung besonderer kropf- und magenartiger Erweiterungen, sowie in der Ausbildung der Lebern. Der Enddarm tritt bei niederen Formen in nähere Beziehung zur Herzkammer, die er durchbohrt.

Das Nephridium, bei echten Dictocardien paarig, sonst einfach, ist selbst im Ganzen wenig complicirt. Es fehlt die Entwicklung längerer Ausführwege; immer bleibt es ein scharf umschriebener Hohlraum, von dem allerdings verschiedene Nebenräume sich abgliedern können.

Der Blutlauf ist durchweg (ausser bei manchen Schmarotzern, wo der Nachweis fehlschlug) ein continuirlicher, der sich in Arterien mit eigener Wandung und in venösen Sinus bewegt. Gegentheilige Angaben (Kollmann) hat man zurückgewiesen.

Ob man ein Recht hat, von einem eigentlichen Musculus columellaris zu sprechen, ist mir nicht ganz klar. Selbstverständlich sind manche Bündel des Hautmuskelschlauches, welche das Gehäuse mit dem Fusse verbinden, stärker geworden als ihre Nachbarn; doch handelt sich's wohl im Allgemeinen nicht um eine schärfere Herausschälung und Loslösung. Dem Charakter des Hautmuskelschlauches gemäss werden manche Bündel je nach dem Bedürfniss verstärkt, ohne dass man ein Recht hätte, alle diese Concentrationen, welche zwar aus demselben Boden entspringen, ohne Weiteres zu homologisiren. Bei den Cyclostomaceen haben sich besondere Quermuskeln herausgeschält.

Ueber die Gonade s. o. Die Leitungswege der Geschlechtsstoffe sind im Allgemeinen einfach und entbehren der Complicationen.

c. Biologisches.

Die grosse Amplitude der Vorderkiemer ist oben gekennzeichnet. Hier soll nur darauf hingewiesen werden, dass man sie in Fleisch- und Pflanzenfresser eintheilen kann. Auf dem Lande kommen, wie es scheint, nur Pflanzenfresser vor.

Eine Anpassung an verschiedene Aufenthaltsorte lässt sich nicht nur in der Körperform (Heteropoden), sondern auch in der Farbe nachweisen. Es finden sich Schutzfärbungen in verschiedener Richtung: die Heteropoden sind meist, der pelagischen Lebensweise entsprechend, völlig hyalin (bis auf den Eingeweidesack); seltener kommt am Boden solche Schutzfärbung oder Mimicry vor, am meisten da, wo seitliche Hautlappen sich über die Schale weglegen, also wo, wie bei den Kielfüssern, die Körperbegrenzung hauptsächlich vom Epithel selbst gebildet wird. Im Grossen und Ganzen scheint die Ausfärbung der Thiere wie

Digitized by Google

der Schalen mehr auf physikalischen als auf socialen Ursachen, wie sie durch die Biocönosen gegeben sind, zu beruhen.

Wieweit Regenerationserscheinungen vorkommen, ist wohl noch nicht genügend experimentell untersucht. Immerhin weiss man, dass namentlich *Harpa* eine schützende Einrichtung hat, indem sie das Schwanzende auf Grund von Quersinus leicht am scharfen Schalenende abschneiden und abwerfen kann, ein Fall von Autotomie.

d. Eintheilung.

Hier soll nur so viel angedeutet werden, als zum Verständniss der in den folgenden Ausführungen gebrauchten Ausdrücke nöthig ist.

Cuvier legte seinem System die Verhältnisse der Kiemen zu Grunde, was von anderer Seite weiter geführt wurde. Dann trat die Radula eine Zeit lang, in erster Linie unter Gray's und Troschel's Führung, in den Vordergrund. Spätere Erkenntniss, die wieder an die Pallialorgane anknüpft, legte den Hauptwerth auf die Reste bilateraler Symmetrie in Kiemen und Vorkammern bei den ursprünglicheren Formen, sodass die Diotocardien den Monotocardien gegenübergestellt wurden, unter frühzeitiger Abzweigung der Heterocardien oder Patelliden. Nachdem das Nervensystem, am eingehendsten durch Bouvier's Bemühungen, klar gelegt und systematisch verwerthet war, nahm Haller auf Grund dieses Organsystems, das er weiter verfolgte, unter Berücksichtigung der gesammten Organisation eine weitere Gruppirung vor. Von allen Systemen und Eintheilungsgründen ist etwas geblieben. Als wesentlich muss betont werden, dass man jetzt allgemein die früher als besondere Ordnung abgetrennten Heteropoden oder Nucleobranchien den übrigen Prosobranchien einfügt, meist nur mit dem Range einer Familie; Pelseneer betrachtet sie als Unterordnung, die er den Platypoden gegenüberstellt, die Kielfüsser den Sohlen- oder Flachfüssern.

Cuvier's Ordnungen, die er 1817 aufstellte, sind: *Pectibranchiata*, *Scutibranchiata* (= *Aspidobranchiata* Schweigger 1826), und *Cyclobranchiata*. Wenn die Namen noch gebraucht werden, so haben sie sämmtlich inzwischen einen abgeänderten Inhalt oder Umfang angenommen.

Jetzt werden meist zwei oder drei Unterordnungen aufgestellt, je nachdem man den Patellen eine Sonderstellung anweist oder sie unter die Scutibranchien subsumirt.

Fischer, Pelseneer, Cooke thun das erstere, sodass wir erhalten:

1. Unter-Ordn.: *Scutibranchia* = *Aspidobranchia* = *Diotocardia*.
2. Unter-Ordn.: *Pectinibranchia* = *Ctenobranchia* = *Monotocardia*.

Die Scutibranchien zerfallen bei ihnen in zwei Sectionen:

a. *Docoglossa* = *Heterocardia*.
b. *Rhipidoglossa*.

Dadurch, dass Plate, Haller u. a. den Docoglossen (Patelliden) mehr Selbständigkeit zusprechen, kommen die drei Unterordnungen heraus:

Digitized by Google

1. Unter-Ordnung: *Docoglossa* = *Heterocardia*.
2. Unter-Ordnung: *Rhipidoglossa* = *Diotocardia*.
3. Unter-Ordnung: *Pectinibranchia* = *Ctenobranchia*.

Die Rhipidoglossen werden nach Jhering's Vorgange gewöhnlich nach der paarigen oder unpaaren Kieme zerlegt in zwei Gruppen:

Rhipidoglossa (Jhering, Cooke) { a. *Zygobranchia* = *Isobranchia*. b. *Azygobranchia* = *Anisobranchia*.

Fischer dagegen betont theils die An- oder Abwesenheit eines gefransten Epipodiums, theils die Anpassung an das Landleben, wodurch eine weitere Gliederung entsteht, nämlich:

Rhipidoglossa
- *Gymnopoda*
  - *Pulmonata* (Proserpiniden, Heliciniden . .).
  - *Branchifera* (Neritiden . .).
- *Thysanopoda*
  - *Anisobranchia* (Turbiniden, Trochiden, Delphinuliden).
  - *Zygobranchia* (Haliotiden, Pleurotomariiden, Fissurelliden.

Die Pectibranchien theilt Pelseneer einfach in a. Platypoden und b. Heteropoden, Fischer und Cooke dagegen in:

a. Ptenoglossen (Janthiniden, Scalariiden).
b. Gymnoglossen (Eulimiden, Pyramidelliden).
c. Taenioglossen (das Gros).
d. Rhachiglossen (Olividen, Harpiden, Marginellen, Voluten, Mitriden, Fasciolarien, Turbinellen, Bucciniden, Nassiden, Columbellen, Muriciden).
e. Toxoglossen (Terebriden, Coniden, Cancellariiden).

Rhachiglossen und Toxoglossen werden gelegentlich als Stenoglossen zusammengefasst.

Die Heteropoden lässt Fischer als besondere Ordnung bei Seite, während sie Cooke an die Taenioglossen anschliesst, die nunmehr in *Platypoda* und *Heteropoda* zerfallen.

Das Weitere dreht sich namentlich um die Taenioglossen. Die Ptenoglossen, zu denen man früher noch die Solariiden rechnete, sowie die Gymnoglossen werden kaum noch aufrecht erhalten.

Fischer spaltet die Taenioglossen in:

α. Siphonostomen
- *Canalifera* (Tritoniden, Cassiden, Doliiden).
- Involuten (Cypraeen).
- Alaten (Strombiden).
- Entomostomen (Cerithiiden).

β. Holostomen: das Gros.

Hier hat nun Haller wesentliche Aenderungen vorgenommen; er zerlegt die Taenioglossen in:

α. Architaenioglossen (Cyclophoriden, Paludiniden, Cypraeiden).
β. Neotaenioglossen.

Digitized by Google

Die Neotaenioglossen zerfallen in longicommissurate, welche von den Siphonostomen ungefähr die Canaliferen und Alaten umfassen, und in brevicommissurate (Littorinen, Neurobranchien, Valvaten, Ampullarien, Melanien, Cerithien, Pyramidellen, Turritellen, Vermeten, Onustiden, Naticiden, Calyptraeen, Capuliden, Hipponychiden . .); von den brevicommissuraten leiten sich die Rhachiglossen und vermuthlich auch die Toxoglossen ab, von den longicommissuraten durch *Janthina* die Heteropoden (vgl. o. S. 52).

Literaturübersicht.

Bei der grossen Zahl der Arbeiten muss ich mir, wie bei der allgemeinen Literatur, vorbehalten, nicht citirte Schriften, namentlich solche, die nur nebenbei Prosobranchien berücksichtigen, im Texte nachträglich anzuführen. Am peinlichsten ist die Auswahl natürlich bei den fossilen Formen, von denen das Werthvollste häufiger in allgemeinen Faunen als in speciellen Arbeiten über Mollusken sich findet. Gleichwohl scheint's geboten, auf die letzteren besonders sich zu beschränken in der Zusammenstellung.

A. Allgemeines (darunter einzelne Genera, Purpur).

1054. **Adams, A.,** A Monograph of Phos . . . Proc. Zool. Soc. London XVIII. 1850. p. 152—155. — Ann. nat. hist. (2) VIII. 1851. p. 70—73.

1055. ——, A monograph of Scutus, a genus of Gasteropodous mollusca, belonging to the family Fissurellidae. Proc. Zool. Soc. London XIX. 1851. p. 221—222. — Ann. nat. hist. (2) XII. 1853. p. 280.

1056. ——, A monograph of the genus Monoptygma of Lea. Proc. Zool. soc. London XIX. 1851. p. 222—294.

1057. ——, A monograph of the recent genus of Rimula, a genus of Mollusca, belonging to the family Fissurellidae. Proc. Zool. Soc. London XIX. 1851. p. 226—227. — Ann. nat. hist. (2) XII. 1853. p. 284—285.

1058. ——, A catalogue of the species of Emarginula . . Proc. Zool. Soc. London XIX. 1851. p. 82—92. — Ann. nat. hist. (2) XI. 1853. p. 146—153.

1059. ——, A Monograph of Fossar, a genus of Gasteropodus Mollusca. Proc. Zool. Soc. London XXI. 1853. p. 186—187.

1060. **Aucapitaine, H.,** Note sur la Cypraea moneta. Rev. et Magas. de Zool. (2) X. 1858.

1061. **Baker, Fr. K. C.,** Descriptions of new Species of Muricidae, with remarks on the apices of certain forms. 1 Pl. Proc. Rochester Ac. Sc. I. 1891. p. 129—137.

1062. ——, Catalogue and synonymy of the recent species of the family Muricidae. Ibid. p. 155—172.

1063. ——, On the modifications of the Apex in Murex. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1890.

1064. ——, Further notes on the embryonic whorls of the Muricidae. 2 Fig. Proc. Ac. sc. Philadelphia 1894.

1065. **Baur, A.,** Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. 3 Abhandlgn. Die Eingeweideschnecke (Helicosyrinx parasita) in der Leibeshöhle der Synapta dig. Nova acta leopold. XXXI. 1864.

1066. **Benson, W. H.,** Descriptions of two new Species of Carinaria, lately discovered in the Indian Ocean. Journ. asiat. Soc. Bengal IV. 1835, p. 215—216.

1067. ——, Account of Oxygurus, a new genus of pelagian shells allied to the genus Atlanta of Lesueur . . . Ibid. p. 173—176.

1068. **Bergh, R.,** Die Marseniaden In Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. Siehe Semper.

1069. ——, Die Titiscanien, eine Familie der rhipidoglossen Gasteropoden. 3 T. Morphol.-Jahrb. XVI. 1890.

Digitized by Google

1070. **Bergh, R.,** Report on Marseniadae collected by H. M. S. Challenger. In: Rep. Scient. Res. Challenger Zool. 1893.

1071. **Bizio, B.,** Dissertazione sopra la porpora antica et sopra la scoperta della porpora nel Murici Venezia 1843.

1072. ——, Appello agli ultimi studii razionali e sperimentali intorno alla porpora degli antichi. Atti R. Istit. Veneto (3) IV. und V. 1858—1860.

1073. **Blainville, H. D. de,** Sur les Mollusques cyclobranches. Bull. Scienc. Soc. Philom. 1816. p. 93—97. Isis 1818. p. 1687—1691.

1074. **Bosset, de,** Notice sur la Carinaire de la Méditerranée. Mém. Soc. sc. nat. Neuchatel II. 1839.

1075. **Bouvier, E. L.,** Histoire des Janthines. Le Naturaliste (2) XI. 1888.

1076. ——, Sur le siphon oesophagien des Marginelles. Bull. Soc. philom. Paris (VIII) I. 1889.

1077. **Broderip, W. J.,** Descriptions of some new species of Calyptraeidae. 3 Pl. Transact. zool. Soc. London I. 1834.

1078. **Carrière, J.,** Marginella glabella L. und die Pseudomarginellen. 1 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVIII. 1883.

1079. **Chiage, St. delle,** Descrizione della Jantina e del suo Mollusco. Mem. Soc Italiano XXII. 1844. Fisica p. 312—319.

1080. ——, Nota iconografica intorno alla Carinaria mediterranea. Rendicont. Accad. sc. di Napoli. III. 1844. p. 45—46.

1081. **Clark, W.,** On the Janthinae, Scalariae, Naticae, Lamellariae and Velutinae. Ann. nat. hist. (2) XI. 1853. p. 44—58.

1082. ——, On the Assiminea Grayana and Rissoa anatina. Ann. nat. hist. (2) XVI. 1855. p. 114—120.

1083. **Clessin, S.,** Monographie des Gen. Belgrandia. Malakoz. Bl. N. F. V. 1882.

1084. ——, Monographie des Gen. Vitrella. Ibid.

1085. **Coates, Reynell,** On the floating apparatus and other peculiarities of the genus Janthina. Journ. Ac. nat. sc. Philad. IV. 2, 1825. p. 356—350. — Isis 1834. p. 495—496.

1086. **Conrad, T. A.,** Monograph of the genus Fulgur Montf. Proc. Ac. nat. sc. Philad. VI. 1853. p. 316—321.

1087. **Cooke, A. H.,** On the genus Cuma. Journ. of Conchol. V. 1887.

1088. **Costa, Or. Ga.,** Note sur la Carinaire vitrée, accompagnant un dessin fait d'après nature sur un individu vivant. Ann. sc. nat. XVI. 1829. p. 107—109.

1089. **Crosse, H.,** Les les Pleurotomaires de l'époque actuelle. 1 Pl. Journ. de Conchyl. XXX. 1882.

1090. ——, Note sur le nouveau genre Livinhacia. Journ. de Conchyl. XXXVII. 1889.

1091. ——, et **P. Fischer,** Observations sur le genre Pleurotomaire et description d'une deuxième espèce vivante appartenant au même genre. 1 Pl. Journ. de Conchyl. IX. 1861.

1092. **Dall, W. H.,** The Phylogeny of the Docoglossa. Proc. Ac. nat. Sc. Philadelphia 1893. p. 285—287. Ann. nat. hist. (6) XII. 1893. p. 412—414.

1093. ——, On the Limpets; with special reference to the species of the west coast of America and to more natural classification of the group. (4 Pl.) Amer. Journ. of Conchol. VI. 1871. p. 227—282.

1094. ——, On the extrusion of the seminal products in Limpets, with some remarks on the phylogeny of the Docoglossa. Proc. Ac nat. sc. Philadelphia 1876.

1095. ——, Report on the Limpets and Chitons of the Alaskan and Arctic regions . . . 5 Pl. Proc. St. nat. Mus. I. 1879.

1096. **Defrance,** Sur un nouveau genre de Coquille (Hipponyx). Bull. sc. Soc. Philom. 1819. p. 8—9.

1097. **Deshayes, G. T.,** Mémoire sur la Calyptrée. Ann. Sc. nat. III. 1824. p. 335—344.

1098. **Eydoux et Souleyet,** Observations sur le genre Litiopa. Ann. franç. et étr. d'anat. III. 1839. p. 252—256.

1099. **Fischer, P.,** Étude sur un groupe de Coquilles de la famille de Trochidae. Journ. de Conchyl. VI (2. II.) 1857. p. 42—52, 168—176, 284—288.

1100. ——, Monographie du genre Halia Risso. 1 T. Journ. Conchyl. VII. (2. III) 1858. p. 141—158.

Digitized by Google

1101. **Fischer, P.,** Description d'un nouveau genre de Gastropodes marins. Journ. de Conchiol. XXXVIII. 1890.

1102. ——, Sur la classification du genre Lachesis Risso. 2 Figg. Journ. de Conchyl. XXXVI. 1889. p. 132—136.

1103. **Folin, L. de,** Considérations sur le genre Acme et les Operculés terrestres. 1 Pl. Act. Soc. Linn. Bordeaux XXXIV. 1880.

1104. ——, Report on the Caecidae collected by H. M. S. Challenger . . Report scient. Res. Challenger. Vol. XV. 1887.

1105. **Frauenfeld, G., Ritter v.,** Die Arten der Gattung Lithoglyphus Mhlf, Paludina Pf., Assiminea Gray . . . Verhandlgn. zool. bot. Ges. Wien XIII. 1863.

1106. ——, Vorl. Aufzählung der Arten der Gattungen Hydrobia Hrtm. und Amnicola Gld. . . Ibid.

1107. **Gilbert, E.,** La pourpre, études historiques. Rev. scientif. Bourbonn. VII. 1894.

1108. **Girardin, J.,** Sur la pourpre de Tyr. Bull. Soc. libre d'émulat. de la Seine-Inférieure 1877.

1109. **Graff, L. v.,** Stylina comatulicola, ein neuer Schmarotzer der Comatula mediterranea. Ztschr. f. wiss. Zool. XXV. Supplt. 1875.

1110. **Gray, J. E.,** Monograph of the genus Helicina. Zool. Journ. I. 1824. p. 62—71.

1111. ——, Monograph of the Cypraeidae. Zool. Journ. I. 1824. p. 71—81, 137—153, 367—391. 1825. p. 489—518. III. 1827. p. 363—371, 567—577. IV. 1828. p. 66—89.

1112. **Guppy, R. J. Lechmere,** On a specimen of Pleurotomaria Adansoniana Crosse and Fischer from Tobago, West Indies. 1 Pl. Conchol. I. 1891.

1113. **Hancock, Alb.,** Notes on Buccinum undatum. Ann. nat. hist. XXIX. 1847. p. 150—155.

1114. **Hedley, C.,** Pterosoma Lesson claimed as a Heteropod. Proc. Malac. Soc. London I. 1895.

1115. **Hertz, J. E.,** Ueber Verwendung und Verbreitung der Kaurimuschel. 1 Karte. Mittheilg. d. geogr. Ges. Hamburg 1880/81.

1116. **Hornbeck, H. B.,** Notits om en coralborende Gasteropod (Stylifer) fra Antillerne og et Par andre Conchylier. Forhandlge Skandin. Naturforsk. 5 Möte, Kjöbenhavn (1847) 1849. p. 938—943. — Fror. Tagesb. Zool. I. 1850. p. 276—277.

1117. **Hutton, F. W.,** Revision of the recent rhipidoglossate and docoglossate Mollusca of New Zealand. Proc. Linn. soc. N.-S.-Wales IX. 1884.

1118. **Jeffreys, J. Gw.,** On the adult form in the genera Cypraea and Ringicula. Ann. Mag. Nat. hist. (4) VII. 1871.

1119. **Keep, J.,** The Haliotis. 3 Fig. Nautilus IV. 1893. p. 13—15.

1120. **Kiener, Louis,** Quelques observations sur le genre Litiope de M. Rang. Ann. sc. nat. XXX. 1833. p. 221—224.

1121. **Lacaze, D.,** Mémoire sur la pourpre. Mém. Soc. sc., d'agric. et des arts de Lille (2) VI. 1859.

1122. **Leach, Will. Elford,** Observations on the genus Oeythoë of Ratinesque . . Philos. transact. London 1817.

1123. **Lesson, R. P.,** Description d'un nouveau genre de Mollusques nucléobranches nommé Pterosoma. Mém. de la Soc. d'hist. nat. Paris III. 1827. p. 414—416.

1124. ——, Note sur le pourpre de Tyr (Janthina). Fér. Bull. Sc. nat. XIII. 1828. p. 441—442.

1125. **Lesueur,** Mémoire sur deux nouveaux genres de Mollusques: Atlante et Atlas. Journ. de phys., de chimie et d'hist. nat. LXXXV. Paris 1817.

1126. **Letellier, A.,** Recherches sur la pourpre produite par le Purpura lapillus. Compt. r. ac. sc. Paris 1890. Arch. zool. expér. (2) VIII. p. 361—408.

1127. **Mandralisca, G. Pirajuo Bne di,** Monografia del genere Atlante da servire per la Fauna siciliana. Effemer. scient. di Sicilia. XXVIII. 1840. p. 147—150.

1128. **Martens, E. v.,** Lebende Pleurotomaria. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. IV. 1872.

1129. **Michaud, A. L. G.,** Description de plusieurs nouvelles espèces de Coquilles du genre Rissoa Freminville. Lyon 1830. Strasbourg 1832.

1130. **Millet, P. A.,** Mémoire sur un nouveau genre de Coquilles de la famille de Zoophages. Ann. Soc. Linn. Paris 1826.

1131. **Mörch, O. A. L.,** Om Blöddyrslaegten Onustus. Förhandlgn. skandin. Naturforsk. 6 Möte. 1851. (1855) p. 238—242. — Zeitschr. f. ges. Nat. IV. 1857. p. 136—140. — Journ. de Conchyl. VI. (2. II.) 1857. p. 305—309.

Digitized by Google

1132. **Mörch, O. A. L.,** Matériaux pour servir à l'histoire de la famille des Janthines. Journ. de Conchyl. VIII. 1860.

1133. **Monterosato, March. T. A. di,** Monografia dei Vermeti del Mediterraneo. 7 T. Bull. soc. mal. it. XVII. 1893. p. 7—48.

1134. **Moquin-Tandon, A.,** Observations sur le genre Paludina Lam. et Bithinia Gray. Journ. de Conchyl. II. 1851. p. 237—245.

1135. **Oersted, A. L.,** Forelöbig Underretning om Dyret af en art af slaegten Pyrula Lamk. Vedensk. Meddel. naturh. Foren. 1850. — Fror. Tagsber. (zool. III.) 1852. p. 6—8, 9—11.

1136. **d'Orbigny, Alc. Dessal.,** Monographie d'un genre nouveau de Mollusques gastéropodes de la famille des Trochoides, nommé Scissurella. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris I. 1823. p. 340—345.

1137. **Pérow, Frc.,** et **C. A. Lesueur,** Histoire du genre Firola. Ann. du Muséum XV. 1810. p. 70—76.

1138. **Petit de la Saussaye, S.,** Description d'un genre nouveau. g. Recluzia, appartenant à la famille des Janthinidées. Journ. Conchyl. IV. 1853. p. 116—120.

1139. ——, Observation sur Eglisia Cumingii Adams. Journ. Conchyl. IV. 1853. p. 205—206.

1140. **Pfeffer, G.,** Ueber die auf Seesternen schmarotzenden Schnecken. Verhandlgn Ver. naturw. Unterhaltg. Hamburg VI. 1888. p. 116—117.

1141. **Pfeiffer, L.,** Ueber die Litorinen der deutschen Nordsee. Zeitschr. f. Malakozool. VII. 1850. p. 129—134.

1142. ——, Neue Litorina der Ostsee (L. marmorata). Arch. f. Naturg. V. 1839. 1. p. 81—84.

1143. **Porro, Charl.,** Note sur des Coquilles univalves à double bourrelet anormal. Revue zool. 1839. p. 226—228.

1144. **Rang, Al.,** Observations sur le genre Atlanta. 1 T. Mém. de la soc. d'hist. nat. Paris III. 1827. p. 372—381.

1145. ——, Sur l'Atlanta Keraudreni Les. 1 T. Guérin. Mag. de zool. II. 1832.

1146. ——, Sur la Firola caudna Rang. 1 T. Guérin. mag. zool. II. 1832.

1147. **Rang, Sander,** Notice sur le Litiope, nouveau genre de Mollusque gastéropode. Ann. sc. nat. XVI. 1829. p. 303—307. — Isis 1834. p. 1045—1046.

1148. **Rattray, A.,** On the anatomy, physiology and distribution of the Firolidae. 2 Pl. Trans. Linn. Soc. London XXVII. 1870.

1149. **Récluz, C. A.,** Monographie du genre Narica. Magas. Zool. 1845. Mol. pl. 117—135.

1150. **Rüppel, Ed.,** Mémoire sur le Magilus antiquus. Mém. soc. d'hist. nat. Strasbourg. I. 1830.

1151. ——, Description d'un nouveau genre de Mollusques de la classe du Gastéropodes Pectinibranches. Transact. zool. Soc. I. London 1834.

1152. **Sacco, F.,** Le variazioni dei Molluschi. T. Bull. Soc. Malacol. ital. XVIII. 1895.

1153. **Sarasin, C. F.** und **F. B.,** Ueber zwei parasitische Schnecken. Zool. Anz. IX. 1886. Ergebnisse naturwiss. Forsch. auf Ceylon 1887.

1154. **Saulcy, F. de,** Note sur l'Ampullaria effusa Lam. Journ. de Conchyl. II. 1851. p. 132—140.

1155. ——, Note à propros de la pourpre. Metz 1855.

1156. **Sauvage, H. E.,** Note sur quelque points de l'histoire naturelle du Patella vulgaris. Journ. de Conch. XXI. 1873.

1157. **Schepmann, M. M.,** Eine neue recente Pleurotomaria. Tijdchr. nederl. Dierk. Vereenig. IV. 1879.

1158. **Schmidt, A.,** Ueber Hydrocena Sirkii Parr. Zeitschr. f. ges. Naturw. I. 1853. p. 185—188.

1159. **Semper, O.,** Du genre Mathilda (et addition). Journ. de Conchyl. 1865.

1160. **Servain, G.,** Étude sur les Patellides des mers d'Europe. Angers 1886.

1161. **Simroth, H.,** Einige Bemerkungen über die Neurobranchier, insbesondere Pomatias tessellatus. Zool. Anz. VIII. 1885.

1162. ——, Ueber localen Rothalbinismus von Paludina vivipara bei Danzig. Zool. Anz. 9. 1886.

1163. ——, Die Gastropoden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der . . . Plankton-Expedition der Humboldtstiftung. Kiel und Leipzig 1895.

Digitized by Google

1164. **Smith, E. A.**, Report on the Heteropoda collected by H. M. S. Challenger . . . Rep. Scient. Res. Voy. Challenger XXIII. 1886.

1165. ——, Description of a new genus of parasitic Mollusca (Robillardia). Ann. nat. hist. (6) III. 1889.

1166. **Steenstrup, Jap.**, Rhizochilus antipathum . . Dansk. Selsk. Afhandlgr. (5) 1853. p. 361—374.

1167. **Stefani, Ch. de**, Sur la Belgrandia thermalis. Journ. de Conchyl. XXIX. 1882.

1168. **Swainson, Will.**, A Monograph of the genus Ancillaria . . Quart. journ. Sc., Litter. Art. XVIII. 1825. p. 272—290.

1169. **Troschel, T. H.**, Zwei neue Heteropoden von Messina. 1 T. Arch. f. Naturg. XXI. 1855. 1. p. 298—311.

1170. **Tryon, G. W.**, Monograph of the family Strepomatidae. Amer. Journ. of Conchol. I. 1865, und II. 1868.

1171. **Vayssière, A.**, Sur le genre Homologyra type de Mollusque gastéropode prosobranche. Compt. r. LXVII. 1893. p. 59—60.

1172. ——, Note sur les coquilles de l'Homalogyra . . et de l'Ammonicera. Journ. de Conchyl. XLI. 1893.

1173. **Verkrüzen, T. A.**, Buccinum L. Jahrb. d. mal. Ges. VIII. 1882. ibid. IX. — Nachrichtsbl. d. mal. Ges. XIII. 1881. XVII. 1885.

1174. **Voigt, W.**, Entocolax Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie. 3 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII. 1888.

1175. **Watson, R. B.**, Report on the Scaphopoda and Gasteropoda collected by H. M. S. Challenger . . 50 Pl. In Rep. Scient. Res. Challenger. Zahlreiche Vorarbeiten.

1176. **Williams, Th.**, On the mechanisne of aquatic respiration and on the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. nat. hist XVI. 1855.

1177. **Williamson, B.**, Abalone or Haliotis shells of the Californian coast. Americ. Natural. XXVIII. 1893.

B. Allgemeine Morphologie (Classification. Operculum).

1178. **Adams, A.**, On the animal of Geomelania. Proc. Zool. Soc. London XVIII. 1849. p. 169. — Ann. nat. hist. (2) VI. 1850. p. 398—399.

1179. ——, On the animal of Liotia . . Proc. Zool. Soc. London XVIII. 1850. p. 50—52. — Ann. nat. hist (2) VII. 1851. p. 332—333.

1180. ——, Notice of the animal of Turbo sarmaticus and other mollusca from the Cape. Ann. nat. hist. (2) XX. 1857.

1181. ——, On the animal of Alycaeus and some other Cyclophoride genera. Ann. Mag. nat. hist. (3) VII. 1861.

1182. ——, On the animal and affinities of Scaliola . . Ann. Mag. nat. hist. (3) X. 1862.

1183. ——, On the animal and float of Janthina. Ann. Mag. nat. hist. (3) X. 1862.

1184. ——, On the animal and affinities of Fenella . . Ann. Mag. nat. hist. (3) XIII. 1864.

1185. **Audouin, J. V.**, Sur l'animal de la Siliquaria. Fér. Bull. Sc. nat. XVII. 1829. p. 310—311.

1186. ——, Deckel bei Magilus. Fror. Not. XXV. 1829. p. 218.

1187. **Benson, W. H.**, Description of the animal of Ampullaria . . . Glean. in Sc. I. 1829. p. 52—54.

1188. ——, Description of the animal of Melania. Gleanings in Sc. II. 1830.

1189. ——, Additional character of the shell of the cyclostomatous genus Alycaeus of Gray, with descriptions of its animal inhabitant . . . Ann. nat. hist. (2) XI. 1853. p. 283—287.

1190. ——, Further observations on the animal of Diplommatina (including a note by T. Hutton). Ann. nat. hist. (2) XI. 1853. p. 433—435.

1191. ——, Observations on the Shell and animal of Hybocystis a new genus of Cyclostomidae, based on Megalomastoma gravidum and Otopoma Blennus. Ann. nat. hist. (3) IV. 1859. p. 90—93.

1192. **Berkeley, M. J.**, Description of the animals of Voluta denticulata Mont. and Assiminea Grayana Leach. Zool. Journ. V. 1834.

1193. **Blainville, H. D. de**, Sur l'animal de Patella ombracula. Bull. sc. Soc. philom. 1819.

1194. ——, Sur l'animal de la Patella ombracula de Chemnitz. Bull. sc. Soc. philom. 1819.

Digitized by Google

1195. **Blainville, H. D. de,** Sur l'organisation de l'animal de l'Ampullaire. Journ. de phys. XCV. 1822.

1196. ——, Note sur l'emploi de l'opercule dans l'établissement ou la confirmation des genres de coquilles univalves. Nouv. Bull. Sc. Soc. Philom. 1825. p. 91—93, 108—109. Deutsch: Fror. Not. XI. 1825. p. 164—166. XII. 1826. p. 278—279.

1197. **Bland, J.,** On the absorption of parts of the internal structure of their Shells, by the animal of Stoastoma, Lucidella, Trochatella, Helicina and Proserpina. Ann. Lyc. nat. hist. New York VI. 1855. p. 75—77. — Journ. de Conchyl. V. (2. I.) 1857. p. 315—317.

1198. **Blandford, T.,** On the animals of Raphaulus, Spiraculum and other tube-bearing Cyclostomacea. Ann. mag. nat. hist. (3) XII. 1863.

1199. **Bouvier, E. L.,** Sur la morphologie de l'Ampullaire. Bull. Soc. philom. Paris (7) XI. 1887.

1200. **Brusina, Spiridion,** Monographie der Gattungen Emmericia und Fossarulus. Abhandlgn. zool. bot. Ges. Wien XX. 1870.

1201. **Carus, C. G.,** Ueber die sonderbare Selbstversteinerung des Gehäuses einer Schnecke des rothen Meeres (Magilus antiquus Mont). Mus. Senckenberg. II. 1837. p. 191—204.

1202. **Chiaje, St. de,** Descrizione della Janthina e del suo Mollusco. Mem. Soc. ital. XXIII. 1844.

1203. **Clark, Will.,** On the animals of Caecum trachea and C. glabrum. Ann. nat. hist. (2) IV. 1849. p. 180—184.

1204. ——, On some of the animals of the Chemnitziae which have not been described. Ann. nat. hist. (2) VII. 1851. p. 465—469.

1205. ——, On some undescribed animals of the british Rissoae. Ann. nat. hist. (2) X. 1852.

1206. **Coates, R.,** On the floating apparatus and other peculiarities of the genus Janthina. Journ. ac. nat. sc. Philadelphia IV. 1825.

1207. **Cooke, A. St.,** On the position of the operculum in Concholepas peruvianus. Journ. of Conchol. V. 1887.

1208. **Costa, Ach.,** Illustrazione sull' animale della Janthina. 1 T. Napoli 1841.

1209. **Crosse, H., et P. Fischer,** Note complémentaire sur la résorption des parois internes du test, chez les Olivella. Journ. de Conchyl. XXX. 1882.

1210. **Dall, W. H.,** Preliminary sketch of a natural arrangement of the order Docoglossa. Proc. Boston Soc. nat. hist. XIV. 1872.

1211. ——, The phylogeny of the Docoglossa. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1893. Ann. nat. hist. (6) XII. 1893.

1212. **Deslongchamps, Eudes,** Mémoire sur l'animal du Calyptraea sinensis. Mém. Soc. Linn. du Calvados 1825. p. 433—446.

1213. **Dollfus, G. E.,** Une coquille remarquable des faluns d'Anjou, Melongena cornuta Agass. sp (Pyrula). 4 Pl. Bull. Soc. étud. scient. Angers 1887 (besser zu No. 1648).

1214. **Dugès, A.,** Observations sur la structure et la formation de l'opercule chez les Mollusques gastéropodes pectinibranches. Ann. Sc. nat. XVIII. 1829. p. 133—133.

1215. **Eydoux et Souleyet,** Notice sur l'existence d'une coquille dans quelques Firoles. Revue zool. 1840. p. 233—235.

1216. **Fairbank, S. B.,** Observations on the animal of Rotella Lam. Ann. Lyc. nat. hist. New York VI. 1855. p. 35—36.

1217. **Fewkes, J. W.,** The sucker of the fin of the Heteropoda is not a sexual characteristic. Amer. Naturalist. XVII. 1883. Journ. R. microsc. Soc. III. p. 194—195.

1218. ——, The sucker on the fin of Pterotrachea. Zool. Anz. XI. 1888.

1219. **Fischer, P.,** Note sur l'opercule du Turbo nicobaricus. Journ. de Conchyl. IX. 1861.

1220. ——, Note sur quelques points de l'histoire naturelle des Patelles. ibid. 1863.

1221. ——, Note sur l'animal de l'Adeorbis subcarinatus. 1 Pl. Journ. de Conchyl. XXXIII. 1886. p. 166—174.

1222. ——, Note sur une monstruosité de l'animal du Patella vulgata. Ibid. XII. 1864.

1223. ——, Des anomalies de l'opercule dans les genres Volutharpa et Buccinum. Ibid. XXIII. 1875.

1224. ——, Remarques sur l'opercule du genre Neritina. Ibid. XXIII. 1875.

1225. ——, Sur l'animal du Voluta musica L. 1 Pl. Ibid. XXVII 1879.

1226. ——, Note sur le Potamides fluviatilis Potiez et Michaud. Ibid. XXXII. 1885.

Digitized by Google

1227. **Fischer, P.,** Note sur l'animal de l'Hybocystis elephas . . 1 Pl. Ibid. XXXIII. 1886.
1228. ——, Note sur l'animal du genre Cyclosurus Morelet. 2 T. Ibid. XXXV. 1887.
1229. ——, Note sur quelque points d'histoire naturelle du genre Eutrochatella. 1 Pl. Ibid. XLI. 1893.
1230. —— et **E. L. Bouvier,** Sur l'organisation des Gastropodes prosobranches senestres (Neptunea contraria L.). Compt. r. Paris CX. 1890.
1231. **Folin, Marquis L. de,** Observations on the septum of the Caecidae . . . Journ. of the proc. Linn. soc. London X. 1870.
1232. **Garstang, W.,** The morphology of the Mollusca. Science progress London 1896. p. 38—59.
1233. **Gray, J. Edw.,** On the structure of Melania setosa. Zool. Journ. I. 1824. p. 253—255.
1234. ——, The sexes of Limpets, Patellae. Ann. nat. hist. I. 1838. p. 482. — For. Not. X. 1839. p. 211.
1235. — —, On the operculum of gastropodous Mollusca and an attempt to prove that it is homologous or identical with the second valve of Conchifera. Ann. nat. hist. (2) V. 1850.
1236. ——, On the reproduction of the lost part of an Operculum and of probable restoration when entirely destroyed. Proc. zool. soc. London XXII. 1854. p. 101—102.
1237. ——, On the division of Ctenobranchous Gasteropodous Mollusca into larger groups and families. Proc Zool. Soc. London XXI. 1853. p. 32—44. — Ann. nat. hist. (2) XI. 1853. p. 124—133.
1238. ——, On the animal of Rotella Lam. Ann. nat. hist. (2) XII. 1853. p. 179—180.
1239. **Grobben, C.,** Zur Morphologie des Fusses der Heteropoden. Arb. Zoolog. Instit. Wien VII. 1887.
1240. **Hartmann, W. D.,** On the opercula of the family Strepomaticae. Amer. Journ. of Conchol. VI. 1871.
1241. **Henking, H.,** Beiträge zur Kenntniss von Hydrobia ulvae und deren Brutpflege. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i./B VIII. 1893.
1242. **Heynemann, D. T.,** Magilus antiquus, keine Radula. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. I. 1869.
1243. **Houssay, Fr.,** Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des gastéropodes. Arch. zool. expér. et gén. (2) II. Paris 1884.
1244. **Hupé,** Observation d'un mode particulier de parasitisme offert par un Mollusque gastéropode du genre Stylifer (avec fig.). Rev. et mag. zool. (2) XII. 1860. — Journ. de Conchyl. X. 1894.
1245. **Hutton, F. W.,** On some branchiate Gasteropode. Trans. N. Zeal. Instit. XV. 1883.
1246. — —, Notes on the structure of Struthidaria papulosa. Trans. N. Zeal. Instit. XV. 1883.
1247. **Jeffreys, J. Gwyn,** Observations faites sur l'animal du Skenea nitidissima. Journ. de Conchyl. VII. 1858. VIII. 1860.
1248. **Jhering,** Zur Kenntniss der Gattung Lithoglyphus. Malakoz. Bl. (N. F.) VII. 1885.
1249. **Joannis, L. de,** Sur l'animal de Columbella rustica. Guérin. Magas. Zool. IV. 1834.
1250. ——, Sur l'animal de Monodonta fragarioides Lam. Ibid.
1251. ——, Sur l'animal de Patella pyramidella Lam. Ibid.
1252. ——, Sur l'animal de Rostellaria pes pelecans Lam. Ibid.
1253. ——, Sur l'animal de Turbo rugosus Lam. Ibid.
1254. ——, Sur l'animal de Dolium galea Lam. Ibid.
1255. ——, Figure de l'animal de Buccinum nudatum Lam. Guérin. Mag. de Zool. V. 1835.
1256. ——, Figure de l'animal de Buccinum maculosum Lam. 1 T. Ibid.
1257. **Jousseaume,** Observations sur le genre Harpa. Bull. Soc. Zool. France V. 1881. p. XXXVII.
1258. ——, De l'animal d'une Cithara . . . Bull. Soc. Zool. France VIII. 1883.
1259. **Lacaze,** De l'épipodium chez quelques Gastéropodes. Comptes rend. sc. Paris C. 1885. p. 320.
1260. **Lankester, R.,** On the originally bilateral character of the renal organ of Prosobranchia and of the homologies of the Yolksac of Cephalopoda. Ann. nat. hist. (5) VII. 1881.

Digitized by Google

1261. **Linden, Gräfin M. v.,** Die Entwicklung der Sculptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. 1 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXI. 1896.

1262. **Macdonald, J. D.,** On the homologies of the so-called univalve shell and its operculum. Journ. Proc. Linn. Soc. London Zool. V. 1861.

1263. **Marrat, F. P.,** On the variation of sculpture exhibited in the Shells of the genus Nassa. Liverpool 1876. — Proc. lit. and phil. soc. Liverpool 1880. Appendix.

1264. **Martens, E. v.,** Bemerkungen über natürliche Gruppirung und geographische Vertheilung der gedeckelten Landschnecken. Malakoz. Bl. XI. 1864.

1265. ——, Ueber Trochus niloticus L. und mexicanus Koch in verschiedenen Alterszuständen. Sitzgsber. Ges. naturf. F. Berlin 1867.

1266. **Martens, E. v.,** Ueber die Deckel der Schneckengattungen Neritina, Nerita und Navicella und deren Werth für die Systematik. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1870.

1267. ——, Cuticula (Epidermis) von Conus. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. IV. 1872.

1268. ——, Recente Schneckenschalen (Trochus . .) mit abnormen scharfen Einschnitten in der Nabelgegend. Sitzgsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1889.

1269. **Michaud,** Note sur l'opercule du Terebra caerulescens Lam. Actes Soc. Linn. Bordeaux V. 1832. p. 59—60.

1270. **Möllendorff, O. v.,** Ueber den Werth des Deckels für die Systematik. Nachchtsbl. d. d. mal. Ges. XXV. 1893.

1271. **Moerch, O. A. L.,** On the operculum and its mantle (lobus operculigerus, pomatochlamys). Ann. mag. nat. hist. (3) XVI. 1865.

1272. **Morière, J.,** Note sur l'opercule du Neritopsis. Mém. l'acad. sc. nat. Caen. 1880. p. 124—130.

1273. **Morse, Edward G.,** On a diminutive form of Buccinum undatum ♂; case of natural Selection. Proc. Boston Soc. nat. hist. XVIII. 1877.

1274. **Moulins, Ch. des,** De la classification de certains opercules de Gastéropodes. Act. Soc. Linn. de Bordeaux XXVI. 1866.

1275. **Pelseneer, P.,** Sur la valeur morphologique de l'épipodium des Gastéropodes rhipidoglosses (Streptoneura aspidobranchia). Compt. r. CV. 1887.

1276. ——, Sur le manteau de Scutum (Parmophorus). 1 Fig. Ann. Soc. R. malac. Belg. XXIV. 1891.

1277. **Petit de la Saussaye, S.,** Découverte, faite par M. J. Jeffreys, d'opercules doubles dans les individus du Buccinum undatum. Journ. de Conchyl. IX. 1866.

1278. **Philippi, R. A.,** On the animal of Pileopsis Garnoti Payr. Ann. nat. hist. IV. 1840. p. 90—92.

1279. **Poli, Xav.,** De Pterotrachea observationes posthumae cum adnotationibus Stef. Delle Chiaje. Atti R. istit. d'incoraggiam. alle Sc. nat. Napoli IV. 1828. p. 219—244.

1280. **Quoy et Gaimard,** Description de dessins représentants la Carinaire de la Méditerranée . . . Ann. sc. nat. XVI. 1829 p. 134—140.

1281. **Schiemenz,** Parasitische Schnecken. Biolog. Centralbl. IX. 1889.

1282. **Schmeltz, J. D. E.,** Ueber die Cuticula von Conus. Verhandlg. d. Ver. f. naturf. wiss. Unterhaltung Hamburg II. 1876. p. 21.

1283. **Smith, E. A.,** Notice of a Monstruosity of Bythinia tentaculata. Journ. of Conchol V. 1888.

1284. ——, Notice of an abnormal growth in a species of Haliotis. Ann. nat. hist. (6) I. 1888.

1285. ——, Note on a variety and the epidermis of Cyclophorus zebrinus of Bensow. Conchologist II. 1893. p. 6—7.

1286. ——, Notice on an imperforate specimen of Haliotis. Ibid. p. 75—76.

1287. **Sykes, E. R.,** On some monstruosities of Littorina rudis M. Proc. Dorset nat. hist. . . freed Club. XIII. 1892.

1288. **Watson, R. Boog,** Sur l'animal du Ringicula auriculata. Fig. Journ. de Conchyl. XXVI. 1879. p. 312—313.

1289. **Woodward, B. B.,** On the mode of growth and the Structure of the shell in Velates conoideus Lam. and other Neritidae. 2 Pl. Proc. zool Soc. London 1892.

Digitized by Google

C. Biologie.

1290. **Aubin, P. A.,** The limpet's power of adhesion. Nature XLV. 1892. p. 464—465.
1291. **Bavay,** Note sur la respiration des Ampullaires. Journ. de Conchyl. XXIII. 1875.
1292. **Benson, W. H.,** Further remarks on the property of enduring drought and the carnivorous propensities of a species of Paludina. Gleaning of Sc. II. 1830.
1293. **Bosc,** Rapport sur des observations relatives aux genres Fissurella et Crepidula par Beudant. Nouv. Bull. Sc. Soc. philom. II. 1811. p. 237—238.
1294. **Cazenavette, B.,** Histoire d'une Ampullaire. Act. soc. Linn. Bordeaux XVIII. 1852.
1295. **Clark, Will.,** Observations on the Litorinidae. Ann. nat. hist. (2) V. p. 352—364. (2) VI. 1850. p. 23—35.
1296. **Davis, J. R.,** The habits of the Limpet. Nature XXXI. 1885. p. 200—201. — Zoologist IX. 1885. p. 97—100.
1297. —— **Ainsworth,** The Habits of Limpets. Nature LI. 1895. p. 511—512.
1298. **Fischer, P.,** Note sur les Moeurs du Murex erinaceus. Journ. de Conchyl. XIII. 1865.
1299. ——, Sur l'accouplement de Littorina rudis. Ibid. XVI. 1868.
1300. **François, Ph.,** Choses du Nouméa. Moeurs d'un Murex. Arch. zool. exp. et gén. (2) IX. 1891. p. 240—242.
1301. **Giard, A.,** Castration parasitaire probable chez les Pterotrachea. Bull. sc. France et Belg. (3) I. 1888.
1302. **Gray, J. E.,** On the reproduction of the lost part of an operculum, and of probable restoration when entirely destroyed. Proc. Zool. soc. London XXII. 1854. p. 101—102. — Ann. nat. hist. (2) XIII. 1854. p. 419—410.
1303. ——, Habits of Volutes. Ann. Mag. nat. hist. (4) I. 1868.
1304. **Hamilton, L.,** Limpet's adhesion power. Science gossip 1892. p. 262.
1305. **Hawkohaw, J. Clarke,** On the action of Limpets in sinking pits in and abrading the surface of the chalk in Dover. Journ. Linn. Soc. Zool. XIV. 1879. p. 406—411.
1306. **Hedley, C.,** Ricinula marginatra, boring. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales (2) IX. 1894.
1307. **Herdmann, W. A.,** Mimicry of Lamellaria perspicua. The Conchologist II. 1893. p. 129—130.
1308. **Hinde, Benj. Hugh,** Letter on the poisonous effects of the bite inflicted by the Conus geographicus L. on the Natives of New Britain. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales IX. 1885. p. 994—995.
1309. **Keyes, C. R.,** The sedentary habits of Platyceras. Amer. Journ. Sc. (Silliman) (3) XXXVI. 1888.
1310. ——, The attachment of Platycerata to fossil Crinoides. Amer. Naturbl. XXII. 1888.
1311. ——, On the attachment of Platyceras to Palaeocinoids . . . 1 Pl. Proc. Amer. Philos. Soc. XXV. 1889.
1312. **Kinaham, J. R.,** On the tracings formed on rock surfaces by Patella vulgaris and other Mollusca. Nat. hist. review VI. 1859. Proc. Soc. p. 372—374.
1313. **Krukenberg, C. Fr. W.,** Die pendelartigen Bewegungen des Fusses von Carinaria mediterranea. Vergl. physiol. Studien III. 1880. p. 177—180.
1314. **Lacaze-Duthiers, H. de,** Comment les Janthines font leur flotteur. 1 Pl. Ann. sc. nat. (5) zool. IV. 1865.
1315. **Lawrence-Hamilton, J.,** The limpet's strength. Nature XLV. 1892. p. 487.
1316. **Lukis, Fr. C.,** On the locomotion and habits of the limpet. London's Mag. Nat. hist. IV. 1831.
1317. **Maltzan, Fr. von,** Ovula avicularis Lam. an Gorgonia flabellum L. Sitzgsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1888.
1318. **Mettenheimer, C.,** Die Ortsbewegung der Litorina littorea (mit Abbildg.). Abhandlgn. Senckenberg'sche naturf. Ges. I. 1833. p. 18—23.
1319. **Morgan, C. L.,** The homing of Limpets. Nature LI. 1895.
1320. **Raeymakers, P.,** Sur l'ablation des premiers tours de spire chez le Paludina contecta Miller. Proc. verb. soc. r. malac. Belg. 1883. CXXXVII—CXXXVIII.
1321. **Reeve, L.,** On the dissolution and recalcification of the Shell in Cypraea. Ann. nat. hist. XVI. 1845. p. 374—377.
1322. ——, On the growth and recalcification of the Shell in Cypraea. Proc. Linn. Soc. London 1845. p. 133—135.
1323. ——, On the calcifying functions of the Cowry and the Olive. Ibid. 1846. p. 307 bis 308. Ann. nat. hist. XIX. 1887. p. 197—199.

Digitized by Google

1324. **Rougement, Ph. de,** Note sur le grand Vermet (Vermetus gigas Bivona). Bull. soc. Sc. nat. Neuchatel XII. 1880.

1325. **Sauvage, H. E.,** Note sur l'accouplement des Littorina rudis et L. littorea. Journ. de Conchyl. XXI. 1873.

1326. **Schiemenz, P.,** Wie bohrt Natica die Muscheln an? Mitth. Zool. Stat. Neap. X. 1891.

1327. **Semon, R.,** Ueber den Zweck der Ausscheidung von freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. Biolog. Centralbl. IX. 1888.

1328. **Standen, R.,** Notes on the occurrence of Acme lineata in Lancashire and Cheshire. Journ. of Conchol VI. 1890 (besser unter No. 1623).

1329. **Verrill, A. E.,** Rapid diffusion of Littorina littorea on the England Coast. Amer. journ. sc. and arts (3) XX. 1880. p. 251.

D. Anatomie (und Physiologie).

1330. **Alcock, T.,** On some points in the anatomy of Cypraea. Rep. 31 nat. brit. assoc. adv. sc. 1862. p. 137.

1331. **Amaudrut,** Étude comparative de la masse buccale chez les Gastéropodes et particulièrement chez les Prosobranches diotocardes. Compt. r. Ac. Sc. Paris CXXI. 1896.

1332. ——, Contribution à l'étude de la région antérieure de l'appareil digestif chez les Sténoglosses supérieurs. Compt. r. Ac. Paris CXXII. 1896. p. 1424—1427.

1333. **Bailey, G.,** Variations in Radulae. 3 Fig. Journ. of malacol. IV. 1895.

1334. **Baldassini, Fr.,** Sulla emissione di un colorante per parte dei Molluschi e sulla causa produttrice della simmetrica ed uniforme sua distribuzione nella superficie delle conchiglie. Mem. r. accad. sc. Torino (2) V. 1848. p. 263—281.

1335. **Bergh, Rud.,** Bidrag til en Monographie of Marseniaderne en Familie af de gastracopode Mollusker. K. Dansk. Selsk. Skrift. (5) Naturvid. Aft. 3 1853. p. 239—359.

1336. ——, Bidrag til en anatomik Undersögelse af Marsenia prodita. Vidensk. Meddl. naturhist. Foren. Kjöbenh. 1857. p. 110—121.

1337. ——, Beiträge zur Kenntniss der Strombiden, besonders der Gattung Terebellum. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. VIII. 1895.

1338. ——, Beitrag zur Kenntniss der Gattungen Narica und Onustus. Verhandlgn. k. zool. bot. Ges. Wien. XLVI. 1896.

1339. **Berkeley** et **Hoffmann,** A description of the anatomical structure of Cerithium telescopium. Zool Journ. V. 1832.

1340. **Berkeley, M. G.,** A description of the anatomical structure of Cyclostoma elegans. — Zool. Journ. IV. 1829. Proc. Zool. Soc. London XXIV. 1856. p. 147.

1341. **Bernard, F.,** Structure de la branchie des Gastéropodes prosobranches. Compt. r. CV. 1887.

1342. ——, Structure de la fausse branchie des Gastéropodes pectibranches. Ibid.

1343. ——, Recherches anatomiques sur la Valvata piscinalis. Compt. r. ac. Paris CVII. 1888.

1344. ——, Sur le manteau des Gastéropodes prosobranches et les organes qui en dépendent. Ibid. CVI. 1888.

1345. ——, Sur la structure de la glande à mucus et le mécanisme de la formation du mucus chez les Prosobranches. Bull. soc. philom. Paris (8) I. 1889.

1346. ——, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. 10 p. Ann. sc. nat. (7) Zool. IX. 1890.

1347. **Bert, P.,** Système nerveux de la Patelle. L'Institut I. sect. XXX. 1862.

1348. **Blainville, H. D. de,** Sur l'organisation de l'animal de d'Ampullaire. Journ. de Phys. XCV. 1822 p. 459—464.

1349. **Bland, Th.,** On the buccal plate (jaw) in certain genera of the family Cyclostomacea Amer. journ. of Conchol. I. 1865.

1350. ——, and **W. G. Binney,** On the lingual dentition of Helicina occulta. Amer. Journ. of Conchol. III. 1877.

1351. **Boutan, L.,** Sur les système nerveux de Parmophorus australis. Compt. r. ac. Paris XCVIII. 1884.

1352. ——, Sur le système nerveux d'une Fissurelle. Ibid. C. 1885.

1353. ——, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurella. Rev. scientif. XXXVIII. 1887. — 14 Pl. Arch. Zool. expér. et génér. (2) III. bis 1886.

Digitized by Google

1354. **Boutan, L.,** Contribution à l'étude de la masse nerveuse ventrale et de la collerette de la Fissurelle. 2 Pl. Arch. Zool. expér. et génér. (2) VI. 1888.

1355. ——, Le système nerveux du Parmophorus australis dans ses rapports avec le manteau, la collerette et le pied. Arch. zool. Expérim. (2) VIII. 1890. — Revue biol. Nord France III. 1893.

1356. ——, Mémoire sur le système nerveux de la Nerita polita et de la Navicella porcellana. 1 Pl. Arch. zool. expér. et gén. (3) I. 1893. — Compt. r. CXIV. 1892.

1357. **Bouvier, E. L.,** Note sur le système nerveux des Toxiglosses. Bull. soc. philom. Paris (7) X. 1885.

1358. ——, Sur le système nerveux et certains tracts d'organisation des Néritidés et des Helicinidés. Ibid. 1886.

1359. —— Contributions à l'étude des Prosobranches pténoglosses. Bull. Soc. malac. France 1886.

1360. ——, Observations sur le genre Ceratoptilus. Bull. Soc. phil. Paris (7) XI. 1886.

1361. ——, Observations anatomiques relatives aux Solaridés et aux Janthinidés. Bull. soc. phil. Paris (7) X. 1887.

1362. ——, Observations sur l'anatomie du Xenophora et de la Calyptrée. Ibid.

1363. ——, Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Paris 1887.

1364. ——, Sur l'anatomie de l'Ampullaire. Bull. Soc. Philom. Paris (7) XII. 1888.

1365. ——, Sur l'anatomie et les affinités zoologiques. Compt. r. ac. Paris CVI. 1888.

1366. ——, Sur les glandes salivaires annexes des Muricidées. Bull. soc. philom. Paris (7) XII. 1888.

1367. ——, Sur le système nerveux des Cyprées. Zool. Anz. XIII. 1890. p. 717—720.

1368. ——, Observations complémentaires sur le système nerveux et les affinités zoologiques des Gastéropodes du genre porcelaine. 1 Pl. Ann. sc. nat. (7) zool. XII. 1892.

1369. ——, Le système nerveux des Néritidés. Compt r. ac. Paris CXIV. 1892.

1370. **Brandt, E.,** Ueber das Nervensystem der gemeinen Schüsselschnecke (Patella vulgaris). Bull. Acad imp. sc. St. Pétersb. XIII. 1869.

1371. **Braun, M.,** Mittheilung, dass bei Patella aus dem Mittelmeer die Augen in Form von offenen Augenbechern vorkommen. Tagebl. 52. Vers. d. Naturf. 1879.

1372. **Brock, J.,** Zur Neurologie der Prosobranchier. 2 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVIII. 1889.

1373. **Call, R. E.,** On the gross anatomy of Campeloma. 1 Pl. Amer. Naturalist. XXII. 1888.

1374. **Chiaje, Stef. delle,** Observazione anatomiche e fisiologiche su' Molluschi del Cono rustico e della Ciprea pero. 2 T. Mem. R. Accad. sc. Napoli IV. 1839. p. 197—215.

1375. **Claparède, Ed.,** Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Müller's Arch. f. Anat. 1857. p. 109—248.

1376. ——, Beitrag zur Anatomie des Cyclostoma elegans. 2 T. Müller's Arch. f. Anat. und Phys. 1858. p. 1—34.

1377. **Crosse, H.,** Note sur l'épiderme des jeunes Ampullaria. Journ. de Conchyl. XXXVIII. 1891.

1378. ——, **et P. Fischer,** Note sur les Cyclostomes des Antilles et description du nouveau genre Colobostylus. Ibid. XXX. 1889.

1379. **Cuénot, L.,** Sur la glande d'oreillette (Paludina vivipare) et la glande néphridienne (Murex brandaris). Compt. r. ac. Paris CX. 1890.

1380. **Cunningham, J. T.,** The renal organs of Patella. Quart. journ. microsc. Sc. XXIII. 1884.

1381. **Davis, J. B. A.,** Note on the rudimentary gills . . . of the common Limpet (Patella vulgata), Nature XXXIV. 1886.

1382. **Edwards, H. Milne,** Sur l'anatomie des Carinaires. Compt. r. ac. sc. Paris X. 1840. p. 779—780.

1383. ——, Mémoire sur la dégradation des organes de la circulation chez les Patelles et les Haliotides. Ann. sc. nat. (3) Zool. VIII. 1847. p. 37—53. — Fror. Not. (3) V. 1847. p. 1—12.

1384. **Edwards, H. Milne,** Note sur les organes auditifs des Firoles. Ann. Sc. nat. (3) zool. XVII. 1852. p. 146.

1385. **Erlanger, R. v.,** On the paired Nephridia of Prosobranches, the homologies of the only remaining nephridian of most Prosebranchs, and the relations of the Nephridia to the Gonad and the Genital duct. 2 Pl. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXIII. 1893.

Digitized by Google

1386. **Eysenhart, K. W.**, Beitrag zur Anatomie des Murex Tritonis L. Merkels d. Arch. f. Physiol. VIII. 1823. p. 213—218.

1387. **Fischer, H.**, Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes (umfasst alle Ordnungen). Bullet. scientif. XXIV. Paris 1892.

1388. **Fischer, P.**, Note sur les organes visuels des Strombus. Journ. de Conchyl. IX. 1861.

1389. ——, Sur l'anatomie des Hipponyx. 1 Pl. Ibid. X. 1882.

1390. ——, Sur l'anatomie des Lyria. 1 Pl. Ibid. XV. 1867.

1391. ——, Sur l'anatomie des Neritopsis. 1 Pl. Ibid. XXIII. 1875.

1392. **Friele, H.**, Tungebevaebningen hos de norske Rhipidoglossa. Arch. Math. og Naturvid. II. 1877.

1393. —— Ueber die Variationen der Zahnstruktur bei dem Genus Buccinum. Jahrb. d. d. mal. Ges. VI. 1879.

1394. **Garnault, P.**, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. 9 Pl. Paris 1888. (Publ. dans les Actes Soc. Linn. Bordeaux.)

1395. ——, Note sur l'organisation de la Valvata piscinalis. Compt. r. Soc. Linn. Bordeaux 1888. Compt. r. ac. sc. Paris CVI. 1888.

1396. ——, Sur les organes reproducteurs de la Valvata piscinalis . . 1 Fig. Zool. Anz. XII. 1889.

1397. ——, Les organes reproducteurs de la Valvata piscinalis. 1 Pl. Bull. scientif. de la France (Giard). XXII. 1890.

1398. **Garner, R.**, On the nervous system of molluscous animals. Transact. Linn. Soc. London XVII. 1837.

1399. **Gegenbaur, C.**, Ueber Penisdrüsen von Littorina. Zeitschr. f. wiss. Zool. IV. 1853.

1400. **Gibson, R. J. H.**, Anatomy of Patella vulgata. 5 Pl. Trans. R. Soc. Edinburgh XXXII. 1887.

1401. **Gilson, G.**, The female organs of Neritina fluviatilis. Proc. malac. Soc. II. London 1896. p. 81—84.

1402. **Gray, J. E.**, On the teeth of the genus Mitra Lam. Ann. nat. hist. (2) XII. 1853. p. 129—130.

1403. **Grimaud de Caux, M. G.**, Sur l'animal de la pourpre des anciens. Rev. et mag. de Zool. 1855.

1404. ——, et **Gruby,** Description anatomique de l'organe qui fournit la liqueur purpurigène dans le Murex brandaris. Compt. rend. Ac. sc. Paris XV. 1842. p. 1007—1008.

1405. **Haller, B.**, Vorl. Mittheilung über das Nervensystem und das Mundepithel niederer Gastropoden. — Zool. Anz. IV. 1881.

1406. ——, Zur Kenntniss der Muriciden. Denkschr. k. Akad. Wien XLV. 1882.

1407. ——, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Morphol. Jahrb. IX. 1884. II. Ibid. XI. 1886.

1408. ——, Beiträge zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier. Ibid. XI. 1886.

1409. ——, Ueber die sogen. Leydig'sche Punktsubstanz im Centralsystem. Ibid. XII. 1887.

1410. ——, Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die k. Corvette Vettor Pisani. I. Morphol. Jahrb. XIV. 1888. II. ibid. XVI. 1890. III. ibid. XVIII. 1892. IV. ibid. XIX. 1893.

1411. ——, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894.

1412. —— et **Pelseneer,** Réplique à Boutan. Bull. scientif. France et Belge (3) I. 1889.

1413. **Houssay, Fr.**, Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des gastéropodes. Arch. zool. expér. et gén. (2) II. Paris 1884.

1414. **Huxley, Thom. A.**, Observations sur la circulation du sang chez les Mollusques des genres Firola et Atlanta. Ann. sc. nat. (3) zool. XIV. 1850. p. 193—195. — Fror. Tagesber. (Zool. 2) 1851. p. 183—184.

1415. **Jhering, H. v.**, Ueber die Thiere von linksgewundenen Buccinen. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. IX. 1877.

1416. ——, Giebt es Orthoneuren? 1 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV. 1887.

1417. **Joliet, L.**, Sur les fonctions du sac rénal chez les Hétéropodes. Compt. r. XLVII. 1889.

1418. **Jourdain, S.**, Sur l'appareil respiratoire des Ampullaires. Compt. r. LXXXVIII. 1879. p. 981—983. (Dazu A. Sabatier. Ibid. p. 1325.)

1419. **Isenkrahe. C.**, Helicinae titanicae anatome. Arch. f. Naturg. XXXIII. 1867.

Digitized by Google

1420. **Kalide, G.**, Beitrag zur Kenntniss der Musculatur der Heteropoden (und Pteropoden . .). Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVI. 1888.

1421. **Krohn, Aug.**, Ueber das Auge der lebendiggebärenden Sumpfschnecke. Müller's Arch. f. Anat. 1837. p. 479—485.

1422. **Lacaze-Duthiers, H. de**, Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide. Ann. sc. nat. (4) zool. XII. 1859.

1423. ——, Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. sc. nat. (4) zool. XIII. 1860.

1424. ——, Considérations sur le système nerveux des Gastéropodes. Compt. r. CIII. 1887.

1425. **Landsberg, B.**, Ueber das Herz und die Niere von Neritina fluviatilis. Zool. Anz. V. 1882. p. 661—664.

1426. **Lankester, R.**, On some undescribed points of the anatomy of the Limpet (Patella vulgata). Ann. mag. nat. hist. (3) XX. 1867.

1427. ——, On the anatomy of the Limpet. Report 37 meet. british Assoc. ado. sc. 1868. p. 85.

1428. ——, On the originally bilateral character of the renal organ of Prosobranchia . . . Ann. nat. hist. (5) VII. 1881.

1429 **Lebert, H., et Ch. Robin**, Note sur les testicules et les spermatozoïdes des Patelles. Ann. Sc. nat. (3) V. 1846.

1430. **Leiblein**, Beitrag zu einer Anatomie des Purpurstachels (Murex brandaris). Heusinger's Zeitschr. f. organ. Physik I. 1827. p. 1—32.

1431. **Leidy, Jos.**, Anatomical descriptions of the animal of Litorina angulifera. Boston Journ. nat. hist. V. 1846. p. 344—348.

1432. **Leuckart, R.**, Ueber den Bauchsaugnapf und die Copulationsorgane bei Firola und Firoloides. Arch. f. Naturg. XIX. 1853. 1. p. 253—254.

1433. ——, Zoologische Untersuchungen III. (Bau der Heteropoden). Giessen 1854.

1434. **Leydig, Fr.**, Ueber Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntniss dieses Thieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool. II. 1850. p. 125—197.

1435. ——, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. Zeitschr. f. wiss. Zool. III. 1851. p. 325—333.

1436. ——, Note on the muscular structure in Paludina vivipara and other Gasteropoda. Quart. Journ. micr. sc. II. 1854. p. 36—37.

1437. **Luca, S. de, et P. Panceri**, Recherches sur la salive et sur les organes salivaires du Dolium galea. Ann. sc. nat. (5) zool. VIII. 1867. p. 82—88 Compt r. LXV. 1867.

1438. ——, Ricerche sulla saliva e sugli organi salivali del Dolium galea. Rendic. dell' Accad. scienz. fis. e nat. Napoli VI. 1887.

1439. **Macdonald, J. D.**, On the anatomy and classification of the Heteropoda. Proc. R. Soc. Edinb. IV. 1862. p. 524—525.

1440. ——, Notes on the anatomy of the genus Firola. Trans. r. Soc. Edinb. XXIII. 1864. — Proc. Soc. Edinb. V. 1866.

1441. ——, On the anatomy of Diplommatina and its affinity with Cyclophorus and Pupina in the Cyclophoridae. 1 Pl. Ann. Mag. nat. hist. (4) IV. 1869.

1442. **Maggiore, Gias**, Sulla favagine di Aristotile (Eileitersecret von Tritonium nodiferum Lam.). Atti Accad. Gioenia XVI. 1841. p. 131—143.

1443. **Malard**, Sur le système glandulaire oesophagien des Ténioglosses carnassiers. Bull. Soc. phil. Paris (7) XI. 1887.

1444. ——, La structure des glandes salivaires sécrétrices d'acide sulfurique chez les Ténioglosses carnassiers. Bull. Soc. philom. Parih (7) XI. 1887.

1445. ——, Structure de l'appareil radulaire (odontophore) des Cyprédidés. Bull. soc. phil. Paris (8) I. 1890. p. 65—69.

1446. **Moquin-Tandon A.**, Observations sur l'appareil génital des Valvées. Journ. de Conchyl. III. 1852. p 244—248.

1447. **Moss, Will.**, Radula of Ampullaria urcens. Science gossip (N. S.) I. 1894. p. 94.

1448. **Moynier de Villepoix, R.**, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. 4 Pl. Paris 1893. (Diese Abhandlung gehört, da sie von verschiedenen Classen handelt, eigentlich auf S. 62).

1449. **Müller, Joh.**, Ueber den Bau der Augen bei Murex tritonis L. Meckel's Arch. f. Anat. und Phys. 1879. p. 208—212.

Digitized by Google

1450. **Newell, J. A.**, On the anatomy of the Limpet (Patinella radians Quoy). 1 P Trans. N. Zeal. Instit. XIX. 1887.

1451. **Osborn, H. L.**, Gill in Neptunea. John Hopkins Univ. Circul. IV. 1885. p. 16.

1452. **Oswald, A.**, Der Rüsselapparat der Prosobranchier. 2 T. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXVIII. 1893.

1453. **Owen, Rich.**, On the anatomy of the Calyptraeidae. 1 T. Transact. zool soc. London I. 1855. p. 207—212. — Isis 1855. p. 1022. 1836. p. 414—416.

1454. ——, On the anatomy of Lithedaphus longirostris Ow. Proc. Zool. Soc. London X. 1842. p. 147—150. — Ann. nat. hist. XII. 1843. p. 135—138.

1455. **Panceri, Paolo**, Sulla presenza dell' acido solforico nella saliva di alcuni Molluschi Nuov. Cimento XXVII. 1867. p. 17—21.

1456. ——, Nouvelles observations sur la salive des Mollusques gastéropodes. Ann. Sc. nat. (5) zool. X 1868.

1457. **Panceri, P.**, Ricerche sugli organi che nei gastropodi segregano l'acido solforico. Rendic. Accad. Scienz. fisich. e nat. Napoli VII. 1868.

1458. ——, Gli organe e la secrezione dell' acido solforico nei Gastropodi . . . Atti R. Accad. Scienz. fisich. e nat. Napoli IV. 1869.

1459. **Pelseneer, P.**, Giebt es Orthoneuren? Bull. scientif. France et Belg. (3) I. 1888.

1460. ——, Le système nerveux streptoneure des Hétéropodes. Compt. r. CXIV. 1892.

1461. ——, Prosobranches aériens et pulmonés branchifères. 4 Pl. Arch. biol. XIV. 1895. p. 351—395.

1462. **Perrier, R.**, Sur le rein des Gastéropodes prosobranches Monotocardes. Compt. r. CVI. 1888.

1463. ——, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. 9 Pl. Ann. sc. nat (7) VIII. Paris 1889.

1464. **Pfeiffer, L.**, A Monograph of the genera Realia and Hydrocena. Proc. Zool. Soc. London XXII. 1854. p. 304—309.

1465. **Pilsbry, H. A.**, The radula in Rhipidoglossate Molluscs. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1889.

1466. ——, Note on the soft parts and dentition of Stomatella. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1891. p. 71—72.

1467. **Poirier, J.**, Sur la structure anatomique . . . . de l'Halia priamus (Risso). Compt. r. ac Paris C. 1885. p. 461—464. — Bull. soc. malac. France 1895.

1468. **Ranke, J.**, Der Gehörvorgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea. 1 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXV. Suppl. 1875.

1469. ——, Das acustische Organ im Ohre der Pterotrachea. Arch. f. mikr. Anat XII. 1876.

1470. **Rose, G.**, Die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. II. Vorkommen des Aragonits und Kalkspaths in der organischen Natur. 3 T. Abhandlgn. k. Ak. Wiss. Berlin Jahrg. 1858. Berlin 1859. p. 63—111.

1471. **Sabatier, A.**, Études sur le foie chez les Ampullaires. Assoc. franc. p. l'avance d. sc. C. r. de la 6. Sess. 1878.

1472. ——, Sur l'appareil respiratoire des Ampullaires. Compt. r. LXXXVIII. 1879.

1473. **Saint-Simon**, Note anatomique sur quelques Pomatias. Rev. sc. nat (Montpellier) VIII. 1879. p 334—335.

1474. **Schacko, G.**, Die Radula des Fusus inconstants. Jahrb. d. d. mal. Ges. I. 1874.

1475. ——, Radula und Kiefer des Genus Acme. Jahrb. d. d. mal. Ges. II. 1875.

1476. **Simroth, H.**, Das Fussnervensystem von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1880.

1477. ——, Die Fussdrüsen der Valvata piscinalis. Zool. Anz. IV. 1881. p. 527—528.

1478. ——, Einige Bemerkungen über Bithynella Dunkeri. Malakozool. Bl. (N. F.) XI. 1892.

1479. **Spengel, J. W.**, Die Geruchsorgane und die Nieren von Patella. Eine Erwiderung an E. R. Lankester. Zool. Anz. IV. 1881. p. 435—436.

1480. **Speyer, O.**, Zootomie der Paludina vivipara. Cassel 1855.

1481. **Stoliczka, F.**, Notes on the anatomy of Cremnoconchus (Cremnobates) syhadrensis. Proc. asiat. Soc. Bengal. 1871. p 108—115.

1482. **Thiele, J.**, Ueber die Kiemensinnesorgane der Patelliden. Zool. Anz XVI. 1893.

1483. ——, Ueber die Zungen einiger Landschnecken. Nachrichtsbl. d. malacoz. Ges. XXVI. 1894.

1484. **Todaro, Fr.**, Sugli organi del gusto degli Eteropodi. Atti r. accad. dei Lincei (3) Transunti III. 1879. p. 251—253. — Arch. zool. exp. et gén. VIII. Ref.

Digitized by Google

1485. **Troschel, F. H.**, Anatomie von Ampullaria urceus und über die Gattung Lanistes. Arch. f. Naturg. XI. 1845.

1486. ——, Ueber den Speichel von Dolium galea Lam. Berl. Monatsber. 1854 p. 486—494.

1487. **Vanstone, J. H.**, Some points in the anatomy of Melongena melongena. 1 Pl. Journ. Linn. Soc. London Zool. XXIV. 1893. p. 369—273.

1488. **Vayssière A.**, Étude sur l'organisation de la Truncatella. Compt. r. 1885. — Journ. de Conchyl. XXXIII. 1886.

Siehe auch unter A. Allgemeines.

1489. ——, Observations zoologiques et anatomiques sur l'Ammonicera, n. g. de Gastéropode prosobranche. 11 Fig. Ann. fac. sc. Marseille III 1893.

1490. ——, Observations zoologiques sur le Crepidula Moulinsii. Journ. de Conchyl. XLI. 1893.

1491. ——, Étude sur l'organisation de l'Homalogyra. 1 Pl. Ann. sc. nat. (7) zool. XIX. 1895.

1492. ——, Étude zoologique de la Scissurella costata var. laevigata. 1 Pl. Journ. de Conchyl. XLII. 1895.

1493. ——, Étude zoologique de l'Ovula (Neosimnia) spelta L. et du Conus mediterraneus Brug. Ibid. XLIII. 1895.

1494. **Voigt, W.**, Entocolax Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie. 3 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII. 1888.

1495. **Warlmont, R.**, Sur la structure de la Pterotrachea. 1 Pl. Journ. de l'anat. de la physiol. XXII. 1886.

1496. **Wegmann, H.**, Sur les cordons nerveux du pied dans les Haliotides. Compt. r. ac Paris XCVII. 1884.

1497. ——, Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. 5 Pl. Arch. zool. exp. et gén. (2) II. 1885.

1498. ——, Notes sur l'organisation de la Patella vulgata. 2 Pl. Rec. zool. Suiss. IV. 1887.

1499. **Wolff, G.**, Einiges über die Niere einheimischer Prosobranchien. Zool. Anz. X. 1887.

1500. **Woodward, B. B.**, On the Radula of Paludestrina . . Ann. nat. hist. (6) IX. 1892.

1501. **Woodward, M. F.**, On the anatomy of Pterocera, with some Notes on the crystaline style. 1 Pl. Proc. Malacol. Soc. London I. 1894.

E. Histologie.

1502. **Bernard, F.**, Sur la structure de la glande à mucus et le mécanisme de la formation du mucus chez les Prosobranches Compt. r. Soc. philom. Paris 1889.

1503. **Brock, J.**, Ueber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool Jahrb. II. 1887.

1504. **Brunn, M. v.**, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. microsc. Anat. XXIII. 1884.

1505. ——, Weitere Funde von . . . Zool. Anz VII. 1884.

1506. **Claus, C.**, Ueber den acustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden. Ann. f mikr. Anat. XV. 1878.

1507. **Dall, W. H.**, Note on the existence of transversely striate muscular fibres in Acmaea. Amer. Naturalist. IV. 1871.

1508. **Dugès, Ant.**, Observations sur la structure et la formation de l'opercule chez les Mollusques Gastéropodes pectinibranches 1 T. Ann. sc. nat XVIII. 1829. p. 113—133. — Fror. Not. XXVII. 1830. p. 17—23, 38—41. — Isis 1833. p. 205—213.

1509. **Duval, M.**, Étude sur la spermatogénèse de la Paludine vivipare. 1 Pl. Rev. sc. nat. (Montpellier) VII. 1879. p. 211—231.

1510. **Edinger, L.**, Die Endigung der Hautnerven bei Pterotrachea. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

1511. **Fraisse, P.**, Ueber Molluskenaugen von embryonalem Typus. 2 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1881.

1512. **Gernacher, H.**, Das Auge der Heteropoden. 2 T. Abhandlgn. naturf. Ges. Halle XVII. 1886.

1513. **Jeffery, W.**, Nature and development of the hairs or bristles on some land and freshwater shells . . Journ. of Conchol. V. 1886. p. 17—25.

Digitized by Google

1514. **Koehler, R.**, Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex brandaris et le M. trunculus. 2 Pl Rec. Zool. Suisse. V. 1889.

1515. **Müller, Fr.**, Ueber eigenthümliche Gebilde in der Samenflüssigkeit von Janthina. 1 T. Arch. f. Naturg. XXIX. 1863.

1516. **Schenk, S., L.**, Die Spermatozoen von Murex brandaris 1 T. Wiener Sitzgsber. math. nat. Cl. LXX. 1875.

1517. **Siebold, C. Th. v**, Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. 2. Die Spermatozoen der Paludina vivipara. 1 T. Arch. f. Anat. und Phys. 1836. p. 240—256.

Selbstverständlich gehören hierher eine Anzahl der unter den vorhergehenden Rubriken bereits aufgezählten Arbeiten.

F. Ontogenie.

1518. **Adams, A.**, Description of two new species of heteropodous Mollusca. Ann. nat. hist. XIX. 1857. p. 461—463.

1519. ——, On a new species of Macgillivrayia. Ann. nat hist. (2) XIX. 1857. p. 373—374.

1520. ——, Notice of two new species of Brownia, a genus of oceanic Mollusca. Ann. nat. hist. (3) I. 1858. p. 28—29.

1521. **Bidie, G.**, On the spawn of turbinella rapa, the Chank-shell. 1 Pl. Madras Journ. 1879. p. 232—234.

1522. **Bloch, J.**, Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. 2 T. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXX. 1896.

1523. **Blochmann, Fr.**, Ueber die Entwickelung der Neritina fluviatilis. 2 T. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVI. 1881.

1524. **Boutan, L.**, Sur la forme larvaire du Parmophore. Compt. r. CXIII. 1891.

Siehe auch unter Anatomie.

1525. **Boys, Henri**, Account of the Flustra armosa etc. Transact. Linn. Soc. London V. 1800. p. 230—231.

1526. **Brooks, W. K.**, Preliminary observations upon the development of the marine Prosobranchiate Gasteropods. 1 Pl. Studies biol. laborat. Baltimore 1879. — Chesapeake zool. laborat sc. results 1878. p. 121—142.

1527. **Bütschli, O.**, Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVII. 1876.

1528. ——, Entwickelungsgeschichtliche Beiträge. Ueber Paludina vivipara. Ibid. XXIX. 1877.

1529. **Burnett, W. J.**, On the development of Molluscs in Holothuriae. Proc. Boston Soc. nat. hist. IV. 1854. p. 371—373.

1530. **Carpenter, W. B.**, On the development of the Embryo of Purpura lapillus. Transact. micr. Soc. N. S. III. 1855. p. 17—30.

1531. ——, On the development of Purpura. Ann. nat hist. (2) XX. 1857. p. 16—20. p. 127—128.

1532. **Cazenavette, B.**, Note sur la coquille des jeunes Dolium perdix Act. soc. Linn. Bordeaux XIX. 1853.

Siehe auch Claparède unter Anatomie.

1533. **Conklin, E. G.**, Preliminary Note on the Embryology of Crepidula fornicata and of Urosalpinx cinerea. Johns Hopk. Univ. Circ. X. 1891. p. 89—90.

1534. ——, The cleavage of the ovum in Crepidula fornicata. 5 Figg. Zool. Anz. XV. 1892.

1535. **Craven, A.**, Monographie du genre Sinusigera. 3 Pl. Ann. Soc. malac. de Belgique XII. 1879.

1536. ——, On the genus Sinusigera d'Orb. Ann. nat. hist. (5) XI. 1883.

1537. **Crosse, H.**, De la nécessité de la suppression des genres Sinusigera et Cheletropis. Journ. de Conchyl. XXXIII. 1886.

1538. ——, et **P. Fischer**, Note sur l'épiderme des jeunes Ampullaria. Journ. de Conchyl. XXXVIII. 1892. p. 114—115.

1539. **Erlanger, R. v.**, Zur Entwickelung von Paludina vivipara. 8 T. Morphol. Jahrb. XVII. 1891.

1540. ——, Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata. Zool. Anz. XIV. 1891. — Mitth. zool. Station Neapel X. 1892.

1541. ——, On the paired nephridia of Prosobranches, the homologies of the only remaining nephridium . . . Quart journ. microsc. sc. XXXTII. 1892.

Digitized by Google

1542. **Erlanger, R. v.,** Mittheilungen über Bau und Entwicklung einiger marinen Prosobranchier. I. Ueber Capulus hungaricus. Zool. Anz. XV. 1892.
1543. ——, Beiträge zur Kenntniss und der Entwicklung einiger mariner Prosobranchier. II. Ueber einige abnorme Erscheinungen in der Entwickelung der Cassidaria echinophora. Zool. Anz. XVI. 1893. p. 1—6.
1544. ——, Zur Bildung des Mesoderms bei der Paludina vivipara. 1 T. Morphol. Jahrb. XXII. 1895.
1545. **Fischer, P.,** Sur la coquille embryonaire de Dolium perdix. Journ. de Conchyl. XI. 1863.
1546. ——, Sur la coquille embryonaire des Xenophora. Ibid. XXI 1873.
1547. ——, et **E. L. Bouvier,** Sur la coquille embryonaire des Trochidae du genre Calliostoma. Journ de Conchyl. XL. 1893. p. 244—245.
1548. **Fol, H.,** Sur développement des Hétéropodes. Compt. r. ac. Paris LXXXI. 1875.
1549. ——, Études sur le développement des Mollusques. II. Sur le développement des Hétéropodes. Arch. de zool. exp. et génér. V. 1876. p. 105—158.
1550. **Ford, J.,** Embryology of Fulgur etc. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia 1884.
1551. **Gabb,** Genesis of Cassidaria striata Lam. 1 Pl. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia 1875. p. 361—362.
1552. **Giard, A.,** Sur l'embryogénie du Lamellaria perspicua. Compt. r. LXXX. 1875.
1553. **Haddon, A. C.,** Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. micr sc. XXII. 1882.
1554. ——, Section of velum and foot of veliger larva of Purpura. Ann. nat. hist. (5) XII. 1883.
1555. **Hogg, John,** On the nature of the marine production called Flustra armosa. Transact. Linn. Soc. London XIV. 1825. p. 318—321. — Isis 1829. p. 1116—1117.
1556. **Koren, J.,** und **D. Danielssen,** Bidrag til Pectinibranchiernes Udviklingshistorie. 4 T. Bergen 1851. — Supplement til Pectinibranchiernes Udviklingshistorie. Bergen 1852. — Arch. f. Nat. XIX. 1853. 1. p. 173—207.
1557. **Krohn, Aug.,** Ueber einen neuen, mit Wimpersegeln versehenen Gasteropoden. Arch. f. Naturg. XX. 1853. 1. p. 223—225.
1558. ——, Nachtrag zu dem Aufsatz über die Echinospira diaphana. Ibid. XXI. 1855. 1. p. 1—5.
1559. ——, Fernere Nachträge zu dem Aufsatze über Echinospira nebst Beobachtungen über eine ihr verwandte Larve. Ibid. XXIII. 1857. 1. p. 252—261.
1560. ——, Beobachtungen über die Entwickelungsgeschichte der Pteropoden, Heteropoden und Echinodermen. Müller's Arch. f. Anat. 1856. p. 515—522.
1561. ——, Beobachtungen aus der Entwickelungsgeschichte der Pteropoden, Heteropoden. Ibid. 1857. p. 459—468.
1562. ——, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. 3 T. Leipzig 1860.
1563. **Lankester, Ray,** On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivipara. Ibid. XV. 1875.
1564. ——, On the coincidence of the blastopore and anus in Paludina vivipara. Quart. journ. micr. sc. n. s. XVI. 1876.
1565. **Lubbock, J.,** On the development of Buccinum. Rep. 30 Meet. brit. assoc. adv. Sc. 1861.
Siehe auch **Leydig** unter Anatomie.
1566. **Lindström,** Bidrag til Kaennedomen om Oestersjöns invertebrat fauna. (Entwickelung von Neritina fluviatilis.) Oefersigt k. Vetensk. Ak. Förhandlinger 1855.
1567. **Lund, A.,** Recherches sur les enveloppes d'oeufs des Mollusques gastéropodes pectinibranches, avec des observations physiologiques sur les embryons qui y sont contenus 1 T. Ann. sc. nat. (2) zool I. 1835. p. 84—112 — Fror. Not. XLI. 1834. p. 1—8, 17—26. — Isis 1836. p. 498—501.
1568. ——, Sur la mode de multiplication de Janthina. L'Institut II. No 58. p. 200.
1569. **Macdonald, J D.,** Remarks on the anatomy of Macgillivrayia pelagica and Cheletropis Huxleyi and further observations. Philos. transact. 1835. p. 289—293, 295—297.
1570. ——, Brief sketch of the anatomy of a new genus of pelagic Gasteropoda, named Jasonilla. Proc. R. Soc. London VII. 1856. p. 368—369. — Ann. nat. hist. (2) XVI. 1855. p. 206—207.
1571. ——, On the probable Metamorphosis of Pedicularia and other forms, affording presumtive evidence that the pelagic Gastropoda so called are not adult forms, but as it were the Larvae of well known genera and perhaps confined to species living in deep water. Transact. Linn. Soc. London XXII. 1858.

Digitized by Google

1572. **Macdonald, J. D.,** Further observations on the metamorphosis of Gastropoda and the affinities of certain genera, with an attempted naturald istribution of the principal families of the order. Ibid. XXIII. 1860.

1573. **Mc Murrich, J. P.,** On the existence of a post-oral band of Cilia in Gasteropod veligers. Johns Hopkins Univ. Circulars V. 1885. p. 5—6. — Ann. nat. hist. (5) XVI. 1886. p. 520—522. — Ann. nat. hist. (5) p. 6520—6522.

1574. ——, A Contribution to the embryology of the prosobranch gasteropods. 4 Pl. Stud. biolog. laborat. Johns Hopkins Univers. III. 1887.

1575. **Moquin-Tandon,** Note sur les oeufs de la Nérite fluviatile. Journ. de Conchyl. III. 1852. p. 25—26.

1576. **Müller, Joh.,** Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Arch. f. Anat. 1852. p. 1—36.

1577. **Osborn, H. L.,** Development of the gill in Fasciolaria. 1 Pl. Stud. biolog. Laborat. Johns Hopkins Univers. III. 1886.

1578. ——, On the early history of the foot in prosobranch Gasteropods. Amer. Monthly microsc journ. VIII. 1887.

1579. **Patten, W.,** On the embryology of Patella. Arb. zool. Instit. Wien VI. 1886.

1580. ——, Artificial fecundation in the Mollusca. Zool. Anz. VIII. p. 236—237.

1581. **Peach, Charl. W.,** Observations on the „Sea-leep" (nidi of Purpura lapillus). 1 T. Ann nat. hist. XI. 1843. p. 28—30. XIII. 1844. p. 203—204.

1582. ——, On the nidi and young of the Purpura lapillus and Buccinum reticulatum. Ann. nat. hist. XIII. 1844.

1583. **Petit de la Saussaye,** Notice sur le genre Macgillivrayia de E. Forbes. Journ. de Conchyl. IV. 1853. p. 316.

1584. **Pilsbry, H. A.,** Perostylus, the embryo of Megalotractus. Nautilus VIII. 1895.

1585. **Rabl, C.,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. 2 T.K. Akad. Wiss. Wien nat. Cl. LXXXVII. 1834. No. III. p. 13—14.

1586. **Ryder, J. A.,** Notes on the development of Ampullaria depressa Say. Americ. Naturalist. XXIII. 1889.

1587. **Salensky, W.,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXII. 1872.

1588. ——, Zur Entwicklungsgeschichte von Vermetus. Biol. Centralbl. V. 1885.

1589. ——, Études sur le développement du Vermet. 8 Pl. Arch. de Biolog. (Gand) VI. 1885.

1590. **Sarasin, P. B.,** Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. 7 T. Arb. zool. Inst. Würzburg VI. 1883.

1591. **Selenka, E.,** Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. 1 T. Niederl. Arch. f. Zool. I. 1872.

1592. **Semper, C.,** Entwicklungsgeschichte der Ampullaria polita . . . Natuurk. Verh. Proc. Utrecht'sche Genootsch I. 1863.

1593. **Souleyet,** Description d'un nouveau genre de Coquilles univalves (Calcarella) Journ. de Conchyl. I. 1850.

1594. **Stecker, A.,** Ueber die Furchung und Keimblätterbilduug bei Calyptraea. 2 T. Morphol. Jahrb. II. 1876.

1595. **Stepanoff, P.,** Ueber die Entwicklung von Calyptraea. Bull. imp. des natur. Moscou. XLVI. 1873. p. 115—122

G. Faunistisches.

1596. **Ancey, C. F.,** Résultat des recherches malacologiques . . . Lac Nyassa . . . Mém. soc. zool. France VII. 1893.

1597. **Cooke, A. H.,** Purpura coronata Lam. in West Indies. Journ. of Malacol. IV. 1895.

1598. **Dall, W. H.,** Scientific results of the exploration of Alaska 1865—1874. I. 1876. Limpets.

1599. **Fischer, P. et H. Crosse,** Mollusques. In: Mission scientifique au Mexique et l'Amérique centrale. Paris.

1600. **Friele, H.,** Mollusca (Norske Nordhavs-Expedit). VIII. I. Buccinidae. 6 Pl. 1 Karte. Christiania 1882.

1601. **Jhering, H. v.,** Ueber die geographische Verbreitung der Ampullarien im südlichen Brasilien. Nachrichtsbl. d. d. malac. Ges. XXIII. 1891. p. 93—109.

Digitized by Google

1602. **Keferstein, W.**, Ueber die geographische Verbreitung der Prosobranchien. Göttinger Nachrichten 1864.

1603. **Kobelt**, Die geographische Verbreitung der Land-Deckelschnecken. Jahrb. d. d. malakaz. Ges. XIX. 1888.

1604. **Marrat, F. P.**, Analogous african and West indian Species of Marginella. Quart. journ. of Conchol. I. 1874—1878. p. 179.

1605. **Middendorf, A. Th. v**, Beiträge zu einer Malacozologia Rossica. II. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeresfauna Russlands gehörigen Einschaler. Mém. acad. imp. sc. St. Pétersbourg (6) sc. nat. VI. Petersburg 1849.

1606. **Smith, E. A.**, On the opisthotoma of Bornea. Science gossip (N. S.). I. 1894.

H. Palaeontologie.

1607. **Benoist, E. A.**, Étude sur les espèces la famille des Muricinae observées dans le Miocène du Sud-ouest de la France. 1 Pl. Act. soc. Linn. Bordeaux XXXIV. 1880. p. 146—173.

1608. **Bittner, A.**, Ueber die Mündung der Melania Escheri Brgnt. und verwandter Formen. Holzschn. Verhandlgn. k. geol. Reichsanstalt 1888. p. 97—99.

1609. **Böhm**, Ueber die Zugehörigkeit von Rothpelzia zu Hipponyx. Zeitschr. d. geol. Ges. XLIV. 1893. p. 557—560.

1610. **Böttger, O.**, Die Rissoidengattung Stossichia Bras, ihre Synonymie und ihre lebenden und fossilen Vertreter. Jahrb. d. d. malakoz. Ges. XIV. 1888. p. 136—147.

1611. **Bosquet, J.**, Notiz über die fossile Gasteropoden-Sippe Sandbergeria aus der Familie der Cerithiopsiden. Mém. p. servir à la descript. géol. de la Nerlande III. 1861. p. 53 ff.

1612. **Boury, E. de**, Description d'espèces nouvelles de Mathilda du bassin de Paris et révision du genre. 1 Pl. Journ. do Conchyl. XXX. 1884. p. 110—153.

1613. ——, Monographie des Scalidae vivants et fossiles. Paris 1856 ff

1614. ——, Description de Scalidae nouveaux des couches éocènes du bassin de Paris. Paris 1887.

1615. ——, Étude sur les sous-genres de Scalidae du bassin de Paris. Ibid 1887.

1616. ——, Révision des Scalidae miocènes et pliocènes de l'Italie. 1 Pl Bull. soc. malac. it. XIV. 1890. p. 161—326.

1617. ——, Étude critique des Scalidae miocènes et pliocènes d'Italie, décrits on cités par les auteurs et description d'espèces nouvelles. Bull. Soc. malac. ital. XV. 1891. p. 81—160.

1618. **Brusina, Spiridion**, Le Pyrgulinae dell' Europa orientale. Bull. Soc. mal. ital. VII. 1881.

1619. ——. Die Neritodonten Dalmatiens und Slavoniens nebst allerlei malacologischen Bemerkungen. 1 T. Jahrb. d. d. malakoz. Ges. XI. 1884. p. 17—120.

1620. ——, Papyrotheca, a new genus of Gastropoda from the pontic stepps of Servia. Conchologist II. 1893.

1621. ——. Sacceia, nuove genere di Gasteropodi terziari italo-francesi. Bull. soc. mal. ital. XVIII 1893.

1622. ——. Nuovo genere di Gasteropodi terziari italo-francesi. Bull. Soc. malac. ital. XVIII. 1894. p 49—54.

1623. ——. Note préliminaire sur le groupe des Aphanotylus, nouveau genre de Gastropode de l'horizon à Lyrcaea . . 8 Pl. Zagrel 1894.

1624. **Call, R. E.**, On the genus Campeloma, Rafinesque, with a revision of the species, recent and fossil. 4 Pl. Bull. Washburn coll. Laborat. nat. hist. I. 1887. p. 149—165.

1625. **Deslongchamps, E. Eudes**, Note sur la présence du genre Phorus dans le dévonien supérieur du Bourbonnais. Bull. soc. Linn. Normand. Caen VI. 1860. (Siehe auch Herbert . .)

1626. **Donald, Miss Jane**, Descriptions of new species of Carboniferous Gasteropoda. 1 Pl. Quart. Journ. geol. soc. London XLV. 1890. p. 619—625.

1627. ——, Notes on the genus Murchisonia and its allies; with a revision of the british Carboniferous species, and descriptions of some new forms. 3 Pl. Quart. Journ. geol. Soc. London LI 1895. p 210—234.

1628. **Etheridge, R. jr.**, Descriptions of certain peculiar bodies which may be the opercula of small Gasteropoda, discovered by Mr. James Bennie in the Carboniferous Limestone of Law Quarry, near Darly, Ayrshire, with Notes on some silurian opercula. Ann. nat. hist. (5) VII. 1881. p. 25—31.

Digitized by Google

1629. **Fischer, O.**, Sur les déprédations des mollusques zoophages à l'époque éocène. Bull. soc. géol. France (2) XXIV. p. 691.

1630. **Fuchs, Th.**, Ueber den sogenannten „chaotischen Polymorphismus" und einige fossile Melanopsis-Arten. Verhandlgn. zool. bot. Ges. Wien XXII. 1872.

1631. **Gardner, J. St.**, On Cretaceous Gasteropoda. (Scalidae. Aporrhaidae.) Geol. mag. dec. II. vol. III. 1875 und 1876.

1632. ——, On british Cretaceous Patellidae and other families of patelloid Gasteropoda. Quart. Journ. geol. Soc. London XXXIII. 1878.

1633. **Gemellaro, G.**, Studii palaeontologici sulla fauna dell calcario a Terebratula janitor del Nord di Sicilia. Gasteropodi I. Piramidellidi. 4 T. Palermo 1868.

1634. **Gregorio, March. A. de**, Intorno alle Persona commune nel nostro terziario superiore Bull Soc. mal. it. X. 1884. p. 112.

1635. ——, Patella viventi o fossili. Ibid. p. 120—124.

1636. ——, Fissurelle . . Ibid. p. 219—225.

1637. ——, Due nuove sottogeneri di Delphinula. Ibid. XI. 1885. p. 67—69. Vermilla und Asga.

1638. ——, Natiche . . . Ibid. p. 84—89.

1639. ——, Coni . . . Ibid. p. 89—119 (dazu Rissoa, Strombus, Triton, Trochi, Trophon . . .).

1640. **Hermite, H.**, Note sur le genre Trochotoma Bull. soc. géol. France (3) V. 1877.

1641. **Hoernes, R.**, Pereiraia Gervaisii Véz. von Ivandol bei St. Bartelmae in Unterkrain. 2 T. 16 p. Ann. k. naturh. Hofmus. X. 1895.

1642. **Keyes, Ch. R.**, Soleniscus: its generic characters and relations. 1 Pl. Amer. Natural. XXIII. 1889. p. 410—424.

1643. ——, Sphaerodoma: a genus of fossil Gasteropoda. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1889. p. 303—309.

1644. ——, Lower carbonic Gasteropoda from Burlington, Jowa. Proc. ac nat. sc. Philadelphia 1889. p. 284—298.

1645. ——, Synopsis of american carbonic Calyptraeidae. 1 Pl. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1890. p. 177—181.

1646. ——, The naticoid Genus Strophostylus. 1 Pl. Amer. Natural. XXVI. p. 1111—1117.

1647. **Koninck, L. G. de**, Notice sur la famille des Bellerophontidae suivie de la description d'un nouvelle genre de cette famille. Ann. Soc. géol. Belgique IX. 1882.

1648. **Morlet, L.**, Description d'un genre nouveau de Mollusques fossiles, de la famille des Ringiculidae (Gilbertina). Journ. de Conchyl. XXXVI. 1890. p. 329—330.

1649. **Neumayr, M.**, Ueber Paludina diluviana Kunth. 1 T. Zeitschr. d. d. geol. Ges XXXIX. 1887. p. 605—611.

1650. **Nyst, H. P.**, Tableau synoptique des espèces vivantes et fossiles du genre Scalaria. Ann. Soc malac. Belg. VI. 1871.

1651. **Oppenheim, P.**, Ueber innere Gaumenfalten bei fossilen Cerithien und Melaniaden. 4 Fig. Zeitschr. d. geol. Ges. XLIV. 1893. p. 439—446.

1652. **Pantanelli, Dante**, Conchiglie plioceniche di Pietrafitta in provincia di Siena. Bull. soc. malac. it. VI. 1880. p. 265—276.

1653. ——, Enumerazione di Molluschi pliocenici della Toscana viventi nel Mediterraneo. Ibid. VII. 1881. p. 63—68.

1654. ——, Note di Malacologia pliocenica . . . Ibid. X. 1884. p. 5—32.

1655. ——, Ranella . . . Ibid. p. 101—111. XI. 1885. p. 45—46.

1656. ——, Specie nuove di Molluschi del miocene medio. 1 T. Ibid. XII. 1887. p. 123—134.

1657. ——, Melanopsis fossili e viventi d'Italia. 1 T. Ibid. p. 65—82 (dazu Scalarie).

1658. ——, Pleurotomi del Miocene superiore di Montegibio. Bull. soc. malac. ital. XIV. 1890. p. 82—98.

1659. ——, Buccinidae, Purpuridae e Olividae del miocene superiore di Montegibio. Bull. soc. malac. ital. XV. 1891. p. 7—17.

1660. **Piette**, Note sur les Coquilles ailées. Laon 1876.

1661. **Pilsbry, H. A.**, Lucapinella n. g. Fissurellid. Nautilus IV.

1662. **Sacco, Fed.**, Sopra alcuni Potamides del bacino terziario del Piemonte. 4 T. Bull. soc. malac. ital. XIII. 1889. p. 87—112.

1663. **Schwartz von Mohrenstern**, Monographie der Familie der Rissoiden. Denkschr. Wiener Ak. XIX. 1861.

Digitized by Google

1664. **Seguenza, G.**, Le Ringicole italiene ovvero ricerche speciologiche e stratigrafiche intorno alle Ringicole raccolte negli Strati terziari d'Italia. 2 T. Atti R. acc. Lincei (3) mem. d. fis. IX. p. 344—390.

1665. **Tate, Ralph**, On the so called Rostellariae of the Cretaceous. Geol. and nat. hist. Repertory 1865.

1666. **Toldo, Giov.**, Mitridae del Miocene superiore di Montegibio. 1 T. Bull. Soc. malac. ital. XIV. 1890. p. 144—150.

1667. ——, Muricidae, Tritonidae e Fasciodariidae del miocene superiore di Montegibio. Bull. Soc. malac. ital. XV. 1891. p. 18—24.

1668. **Vincent, E.**, Remarques sur l'Acanthina tetragona Sow. du Pliocène d'Anvers. 6 Fig. Ann. Soc. R. malac. Belg. XX. 1887. p. 225—228.

1669. ——, Note sur le Volutopsis norvegica fossile du Crag d'Anvers. Ibid. XXII. 1889. p. 223—224.

1670. **Zittel**, Gastropoden der Stramberger Schichten. Mittheilgn. aus d. Mus. des k. bayr. Staates II. 1873.

Digitized by Google

A. Morphologie.

Wie ich bei den Amphineuren und Scaphopoden mich bestrebt habe, den gegenwärtigen Bestand unserer Kenntnisse in erste Linie zu rücken gegenüber theoretischen Deutungen, so möchte ich auch jetzt die Discussion mancher morphologischer Einzelheiten vermeiden und zum mindesten die Erörterungen derselben, sowie der Beziehungen zwischen den niederen Prosobranchien, bezw. den Rhipidoglossen und den vorher abgehandelten Klassen bis an den Schluss der Ordnung verschieben.

I. Die äussere Körperform.

a. Allgemeine Proportionen.

Man sollte nicht glauben, dass die einfachste und oberflächlichste Eintheilung des Körpers auf Schwierigkeiten stösst; und doch ist dem so. Der allgemeinen Auffassung dürfte man am nächsten kommen, wenn man drei Theile annimmt, den Kopf, den Fuss und den vom Mantel ringförmig umgrenzten Eingeweidesack*). Keferstein unterschied in ähnlicher Weise Vorderkörper, Fuss, Mantel und Hinterkörper, unter welch letzterem er den Eingeweidebruchsack verstand, welchen wir aber nach Leuckart's Vorgange besser als einen Rückentheil betrachten. Abgesehen davon, dass der Kopf in vielen Fällen nicht deutlich vom übrigen Körper abgegrenzt ist und die Abgrenzung des Eingeweidesackes, namentlich bei Schmarotzern, sich bisweilen verwischt, so besteht Zweifel darüber, wie weit das Gebiet des Fusses hinauf reicht, bezw. wie die Seiten des Körpers zu deuten seien. Thiele (196, 197) betrachtet den eigentlichen Mantel als eine Neuerwerbung innerhalb der Klasse, das namentlich bei niederen Formen stark entwickelte Epipodium dagegen als das Homologon des Gürtels der Polyplacophoren (und des Seitenrandes der Polycladen): ähnlich ist auf französischer Seite von Wegmann (1496) und Lacaze-Duthiers (147) die Zugehörigkeit des Epipodiums zum Mantel behauptet worden, Dinge, auf welche wir beim Nervensystem zurückkommen müssen. Am schärfsten hat sich neuerdings Garstang (1232) gegen diese Auffassung ausgesprochen. Wenn wir ihm beipflichten, dann betrachten wir

*) E. Perrier unterscheidet in seinem soeben erschienen Traité de zoologie Kopf, Rumpf (tronc) und Fuss.

Digitized by Google

den ganzen ausserhalb des Mantels gelegenen Theil als Fuss, von welchem nur noch der Kopf sich abhebt.

Die Längsaxe des Thieres entspricht der Medianlinie durch Kopf und Fuss, die Gehäusespitze bezeichnet den höchsten Punkt des Rückens. Die Länge der Schale oder des Eingeweidebruchsackes kann man verschieden bestimmen. Das normalste Maass wäre wohl eine Schraubenlinie, welche durch die Mitte des Schalenhohlraumes sich aufwindet, sozusagen die Seele der Schale. Da aber eine solche ideale Linie nur schwer zu bestimmen ist, so lässt man die Aufwindung unberücksichtigt und nimmt nur die Länge der Spindelaxe oder vielmehr, da auch diese sich nicht bequem messen lässt, den Abstand zwischen der Spitze und dem entferntesten Punkte des Mündungsrandes als Norm.

Meistens setzt man die Grösse des Gehäuses einfach als Maassstab für das Thier, und man darf es in allen den Fällen, wo der Weichkörper sich völlig in die Schale zurückziehen kann, in der grossen Mehrzahl also. Anders bei den zahlreichen Formen, bei welchen die Schale zur Umhüllung der Weichtheile nicht mehr ausreicht, sei es, indem sie mehr oder weniger rudimentär wird, sei es, indem sie ihre Windungen ganz aufgiebt und sich zum Napf abflacht. Hier wird der Bruchsack der Eingeweide tiefer als gewöhnlich in den Fuss eingedrückt. Dann pflegt man als Schalenlänge einfach die grösste Mündungsweite zu nehmen, ohne sich der Inconsequenz bewusst zu werden. Vielleicht wäre hier die Höhe der Schale, also die Länge der Seele das richtigere Maass.

Das Verhältniss zwischen der Länge des Thieres, also vom Vorderende des Kopfes oder der Schnauze (wobei ein ausstülpbarer Rüssel nicht mitgerechnet wird) bis zum Hinterende des Fusses, und zwischen der Länge, bezw. der Höhe der Schale, schwankt ausserordentlich. Auf der einen Seite, bei Turitellen oder Vermeten etwa, ist die Schale vielmal so lang als die Kopf- und Fuss-Axe, auf der anderen, z. B. bei *Carinaria*, stellt sich's gerade umgekehrt. Zwischen beiden Extremen finden sich alle Uebergänge.

Die Breitenbestimmung macht meist weniger Schwierigkeiten. Am häufigsten kommt der Sohle die grösste Breite zu. Sie würde etwa der Mündungsbreite entsprechen, wenn sich der Fuss nicht durch Schwellung zu verbreitern pflegte, bisweilen, bei den Nassiden u. a., in einem Maasse, dass die Bergung des ausgestreckten und -gedehnten Organs zunächst als eine physische Unmöglichkeit erscheint. Bei den trägen Formen mit napfförmiger Schale hat diese die grösste Breite, da sie ausreicht, um auch noch den ausgebreiteten Fuss unter sich zu bergen. In wieder anderen Fällen kann das Epipodium seitlich am weitesten vorragen, bei *Haliotis* z. B., in noch anderen der Mantel, der sich dann aber auf das Gehäuse zurückschlägt.

Digitized by Google

b. Die Formen der einzelnen Körperabschnitte.

Um jeder vorzeitigen theoretischen Deutung aus dem Wege zu gehen, schlage ich folgende Gliederung vor:

1) der Kopf, mit Mund (Schnauze, Rüssel), Fühlern und Augen,

2) der Fuss, bez. die untere Partie des Körpers, ohne bestimmte Begrenzung an den Seiten,

3) das Epipodium, seitliche Hautfalten mit zweifelhafter Begrenzung gegen den Kopf hin,

4) der Mantel, die Hautduplicatur, welche die Schale bildet und den Eingeweidesack umschliesst.

Mit der Schale lässt sich am besten der zum Fusse gehörige Deckel abhandeln. Als Körperbegrenzung verlangt besondere Beachtung die unter dem Mantel verborgene Kiemenhöhle mit den sogenannten Pallialorganen, den Kiemen, der Lunge, dem Enddarm, den Genitalendwegen, den Oeffnungen dieser Organe und der Nephridien. Dabei wird naturgemäss der Boden dieser Höhle, den man als den vorderen Rücken des Fusses betrachten könnte, mit zu der Mantelhöhle zu rechnen sein.

5) Der Penis.

6) Die meisten Abweichungen von diesem Plane bieten die Schmarotzer, theils durch Reductionen, theils durch Herausbildung eines Scheinmantels, Dinge, welche zum Schluss für sich besprochen werden sollen.

Die gründlichste Klärung verdanken wir in Bezug auf die allgemeine Morphologie, wie in der Uebersicht über die Organisation überhaupt, Bouvier (1363). Betreffs aller Einzelheiten, die vor und nach ihm beschrieben worden sind, ist es bei der Fülle der Thatsachen kaum möglich, jedem Einzelnen sein historisches Recht zukommen zu lassen.

1) Der Kopf.

In vielen Fällen, wo es noch nicht zu einer vorstehenden Schnauze gekommen ist, kann man nicht von einem begrenzten Kopfe reden, zumal dann, wenn die Fühler rückgebildet werden, z. B. bei *Homalogyra*. In anderen bildet bloss die Schnauze den Vorsprung und die Fühler liegen der vorderen Fusswand an, so dass die hintere Grenze schwer zu ziehen ist; sie wird schärfer da, wo die Tentakel mit auf den Schnauzenvorsprung rücken, wie bei den Coniden; und bisweilen kommt es zu einer halsartigen Einschnürung hinter diesen Organen, wo dann der Kopf äusserlich scharf abgetrennt ist, bei *Fissurella, Ficula, Fasciolaria, Strombus* u. a.

Die Schnauze erhält vielerlei Complicationen durch die Ausbildung eines Rüssels.

Die Tentakel sind nicht immer die einzigen Anhängsel, sondern es können sich vor und hinter ihnen, an der Stirn und seitlich, allerlei zu

Digitized by Google

demselben Sinn gehörige Anhängsel gesellen, als Stirnsegel, Seitenlappen u. dergl., Dinge, die von Thiele zum Epipodium in Beziehung gebracht werden.

Endlich kann der Penis zur Kopfregion in Beziehung treten, was vorläufig nicht weiter beachtet werden soll.

α. Schnauze und Rüssel.

Ueber die Eintheilung der verschiedenen Formen sind die Autoren, welche darüber methodisch gearbeitet haben: Macdonald, Troschel, Keferstein, Lankester, Bouvier, Lange, Oswald, im Grossen und Ganzen einig. Die Auffassung hat sich im Einzelnen mehr und mehr geklärt und technische Ausdrücke hinzugefügt. Die Rüsselbildung ist vielfach systematisch verwendet worden. Oswald, welcher das Thema zuletzt behandelt hat, steht noch in Differenzen mit Bouvier, dessen Beschreibung vom Terebridenrüssel er als unklar nicht gelten lassen will. Doch scheint mir, dass gerade diese Schilderung um so mehr Beachtung verdient, als sie die höchste Complication einer Form zuweist, die auch sonst Züge besonders fortgeschrittener Organisation trägt.

Wenn gewöhnlich drei verschiedene Stufen der Differenzirung angenommen werden, so möchte ich deren fünf vorschlagen, indem ich mit Troschel den einfachen Mund, os simplex, einer vorgewölbten Schnauze noch voranstelle und auf der anderen Seite den Rüssel von *Terebra* nach Bouvier dazu füge. Dann finden sich folgende Stufen:

1) der einfache Mund, os simplex.
2) die contractile, nicht retractile Schnauze, rostrum,
3) der von der Spitze her zurück- oder einstülpbare Rüssel, nach Lankester der akrembolische (oder pleurekbolische) Rüssel,
4) der pleurembolische, von der Basis zurückziehbare Rüssel, der ebenso akrekbolisch heissen kann,
5) der von einer freien, einstülpbaren, schnauzenartigen Hautduplicatur umschlossene Rüssel von *Terebra*.

1) Eine einfache Mundöffnung ohne alle Vorwölbung ist ziemlich selten, wie erwähnt, bei *Homalogyra*. Eine gewisse Schwellung lässt sie wohl beim Gebrauch etwas hervortreten. Jedenfalls ist die Bildung viel seltener, als bei Opisthobranchien und Pulmonaten.

2) Die contractile Schnauze, sehr häufig, ist namentlich für die Pflanzenfresser charakteristisch, für die Diotocardien und die phytophagen Taenioglossen oder *Rostrifera*, ausserdem für die pelagischen Janthiniden und Heteropoden. Zu den Rostriferen rechnet Bouvier die Paludiniden, Cyclophoriden, Ampullarien, die Littoriniden, Planaxiden, Cyclostomiden, die Rissoiden, Hydrobiiden, Aciculiden, Valvatiden, die Melaniiden, Cerithiiden, Vermetiden, Turritelliden, Struthiolariiden, Chenopiden, Strombiden, Xenophoriden, die Capuliden und Calyptraeiden. Lang und Oswald ziehen davon verschiedene zur nächsten Kategorie (s. u.). Bei manchen Neritinen tritt die Schnauze so wenig hervor, dass sie von der einfachen

Digitized by Google

Mundöffnung kaum zu unterscheiden ist, wobei sie zwischen zwei geschweiften Lippenwülsten eine mittlere Einsenkung bildet. Sonst ist sie bald mehr konisch, bald cylindrisch, bald birnförmig oder spindelförmig, bald abgestumpft, bald zugespitzt; kurz z. B. bei *Haliotis,* bei den Cyclophoriden, bei *Cancellaria, Umbonium, Proserpina,* länger bei *Cyclostoma, Janthina,* lang bei den Carinarien, bei *Truncatella* u. s. w. Die Mundöffnung liegt bald. als senkrechte Spalte zwischen entsprechenden Mundrändern, wie bei vielen Diotocardien, bei *Paludina* u. a., bald in der Mitte einer flachen Endscheibe, wie bei *Cyclostoma* u. a., wobei sie sich in eine Rinne an der Unterseite fortsetzt; bisweilen sind die Mundränder zierlich gewulstet, wie bei *Parmophorus, Subemarginula* und *Acmaea,* bei Neritiden sind sie wenigstens gefaltet, in vielen Fällen ist die Schnauze am Ende ausgeschnitten, mehr oder weniger zweizipfelig; bei *Ampullaria* verlängern sich die Lappen in zwei lange, tentakelartige Zipfel, welche an Form den wahren Fühlern gleichen. Aehnlich verhält sich's bei den kleinen Jeffreysien, bei denen sie sogar die Länge der Fühler erreichen und wie diese gewimpert sind. Bei *Gena* umgiebt ein ringförmiger Wall das Ende.

Bei manchen dient die Endscheibe als secundäres Locomotionsorgan, mit dem sich das Thier intermittirend ansaugt und nachzieht, bei *Cyclostoma, Stoastoma, Truncatella.*

Man kann wohl darauf hinweisen, dass alle echten Süsswasser- und Landformen eine einfache Schnauze haben, wobei die Ampullarien mit den erwähnten Zipfeln bereits das Maximum der Aberration darstellen.

Die Oberfläche der Schnauze pflegt glatt zu sein, bei der Contraction aber sich häufig in ringförmige Falten zusammenzuschieben.

3) Die rüsselförmige Schnauze oder der akrembolische Rüssel fehlt den Diotocardien, sie findet sich unter den Monotocardien bei Strombiden, Chenopiden, Capuliden, Calyptraeiden, Cypraeiden, Lamellariiden, Naticiden, Scalariiden, Solariiden, Pyramidelliden und Eulimiden. Unter diese Gruppe der Semi-Proboscidiferen rechnet Bouvier (1363) nur die Naticiden, Lamellariiden, Cypraeiden und fraglich die Janthiniden; für die Solariiden, Scalariiden, Pyramidelliden und Eulimiden stellt er eine besondere Gruppe, die der holostomen Proboscidiferen, auf, mit sehr langem, ganz einstülpbarem Rüssel. Das ganze Organ kann eingestülpt werden, indem das Vorderende zuerst zurückgezogen wird und schliesslich am weitesten nach hinten kommt. Fast immer handelt sich's um ein einfach cylindrisches oder kegelförmiges Organ von wechselnder Länge. Die Scalariiden dürften etwa das Maximum darstellen. Oft ist das Vorderende ausgerandet, bei den Capuliden in zwei spitze Zipfel ausgezogen. An der Unterseite der Schnauze von *Natica* tritt nach Schiemenz (1326), nahe dem Vorderende, eine scharf umschriebene kreisrunde Partie hervor, von drüsiger Natur, zur Auflösung des Schalenkalkes zu erbeutender Schnecken und Muscheln, die Bohrdrüse.

Digitized by Google

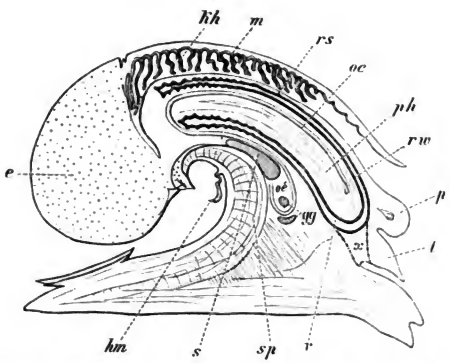
4) Der pleurembolische Rüssel kommt dann zur Ausbildung, wenn die Schnauze sich so beträchtlich verlängert, dass sie nicht einfach in toto in die Körperhöhle zurückgezogen und eingestülpt werden kann, wie denn gelegentlich das Organ den Körper an Länge übertrifft.

Fig. 13.

Nassa reticulata mit ausgestrecktem Rüssel und Sipho. Vergr.: 3:2. (Nach Oswald.)

Diese hohe Entwickelung findet sich nur unter den Monotocardien und zwar bei den siphonostomen Proboscidiferen (Tritoniiden, Columbelliden, Cassididen, Doliiden nach Bouvier) und fast allen Stenoglossen, welche

Fig. 14.



Buccinum undatum. Medianer Längsschnitt. Der Rüssel, welcher mit seinem distalen Ende nicht in den Schnitt gefallen ist, ist zurückgezogen. *e* Eingeweidesack; *gg* obere und untere Schlundganglien; *hm* unterer, hinterer Mantelrand; *kh* Kiemenhöhle; *m* Mantel mit daran hängender Kieme; *oe* Oesophagus; *p* Penis; *ph* Pharynx; *r* Rhynchodaeum; *rs* Rüsselscheide; *rw* Rüsselwand; *s* Speicheldrüse; *sp* Spindelmuskel; *t* Tentakel; *x* Stelle des Rhynchostoms. Bei *oe'* tritt der Oesophagus aus der Schnittfläche heraus. (Nach Oswald.)

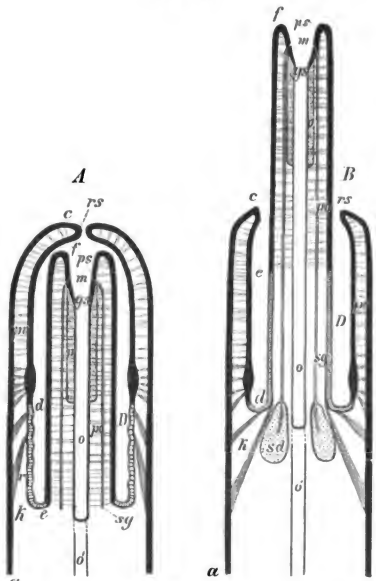
sämmtlich zoophag sind und mit dem Rüssel in den Körper ihrer Beutethiere, zumeist anderer Schnecken und Muscheln, eindringen.

Man kann an diesem Rüssel drei Abschnitte unterscheiden: die in ihrer Lage beständige Rüsselscheide oder den proximalen Theil, den nach vor- und rückwärts sich verschiebenden dauernden Rüssel oder den distalen

Digitized by Google

Theil und den sich umkrämpelnden Zwischentheil. Oswald (1452) hat einige Kunstausdrücke eingeführt, die durch die nebenstehenden Figuren verständlich werden. Das Rhynchodaeum oder der Spaltraum zwischen Rüsselscheide und Rüsselwand mündet durch das Rhynchostom, der Rüssel durch das Pharyngostom nach aussen, während als Gastrostom oder eigentliche Mundöffnung die im Rüssel liegende Uebergangsstelle zwischen Ektoderm und Entoderm bezeichnet wird. Sehr lange solche Rüssel haben *Buccinum, Nassa, Columbella* und *Triton*. *Cassidaria* und *Fasciolaria* haben einen kürzeren Rüssel, der bei der letzteren sich stark verjüngt. Beim Zurückziehen biegt er sich nicht seitlich wie bei den ersteren. *Murex trunculus* und *erinaceus* sowie *Purpura lapillus* haben einen noch kürzeren Rüssel, und *Murex brandaris* den kürzesten, soweit bekannt. Bei *Mitra* übertrifft der Rüssel den Körper beträchtlich an Länge, sein distales Ende ist keulenförmig geschwollen. Oefters hat er zwei seitliche Lippen oder ist wenigstens ausgerandet. Die Rüsselscheide steht bei eingezogenem Rüssel schnauzenartig vor, oder wird gleichfalls retrahiert, wie bei *Solarium*.

Fig. 15.



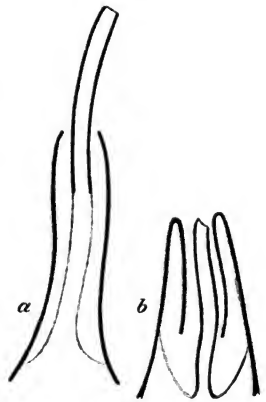
Schematische Darstellung des pleurembolischen Rüssels von oben. *A* Rüssel zurückgezogen, *B* vorgestreckt. *a—c* Kopfintegument; *c* Mündungsrand der Rüsselscheide; *c—d* nicht verschiebbare Wand der Rüsselscheide; *d—e* verschiebbare (aus- und einstülpbare) Wand derselben oder Zwischentheil; *e—f* nicht umkrämpelbare Wand des Rüssels, dauernder Rüssel; *f* Rand der Mundöffnung am vorderen Ende des Rüssels; *D* Rhynchodaeum; *k* Kopfhöhle; *m* Mundhöhle; *o—o'* Oesophagus; (das proximale Stück *ó* liegt tiefer als das distale Stück *o*; zwischen beiden beschreibt der Oesophagus eine Schlinge, vergl. Fig. 24 *oe*); *p* Pharynx; *po* parietooesophageale Muskelfasern; *pv* parieto-vaginale Muskelfasern; *sd* Speicheldrüsen; *sg* Speichelgänge; — *rs* Rhynchostom; *ps* Pharyngostom; *gs* Gastrostom.

5) Der Rüssel von Terebra. Bouvier (1365) beschreibt das Organ von verschiedenen Arten mit solcher Bestimmtheit, dass an seiner Darstellung kein Zweifel aufkommen kann; allerdings bleiben einige Unklarheiten, welche zum mindesten zu etwas veränderter Darstellung

Digitized by Google

zwingen. Der Kopf bildet hier eine Rüsselscheide, die nicht am Vorderende in den Rüssel übergeht, sondern ihn von der Basis her als völlig freie Duplicatur umgiebt; sie erscheint äusserlich als eine Schnauze, welche als ein selbständiges Rohr für sich allein eingestülpt werden kann. Man wird die Sache auch so fassen können, als ob sich der Zwischentheil, der sich umkrämpeln kann, vom Rhynchostom aus von der Rüsselscheide mehr und mehr gegen die Basis derselben gelöst, bezw. die Scheide vom distalen Ende her gegen die Basis sich gespalten hätte. Der Rüssel ist also ganz frei geworden. Nach Bouvier ist seine Basis durch eine dünne Ausbreitung mit der seitlichen Körperwand verbunden. Wenn meine Auffassung richtig ist, muss diese Ausbreitung als das Integument selber genommen werden und ist wohl mit dem Zwischentheil des pleurembolischen Rüssels zu homologisiren. Die Rüsselscheide soll im retrahirten Zustande sich mehr mit einer Längs- als Querspalte in die „Körperhöhle", d. h. doch wohl in das basal erweiterte Rhynchodaeum öffnen.

Fig. 16.



Rüsselscheide und Rüssel von *Terebra*. *a* im ausgestreckten, *b* im retrahirten Zustande. Schematisch. (Frei nach Bouvier.)

Uebrigens wechselt der eigentliche Rüssel von verschiedenen *Terebra*-Arten beträchtlich in seiner Länge; und das mag als Beispiel für ähnliche Fälle dienen, wie sie oft bei nahen Verwandten vorkommen.

Nach Dall (367) hat *Terebra dislocata* Say das distale Ende des Rüssels trichterförmig verbreitert, um die Beute aufzunehmen. Das Organ wird mit der Basis voran ausgestossen, wie die Schnauze von *Cypraea*.

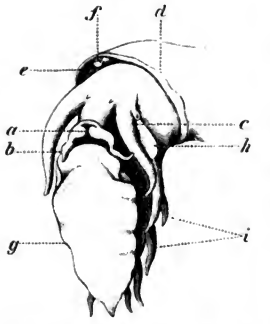
Hier füge ich nach demselben Autor (namentlich 367, 1210) und Pelseneer (166) die Beschreibung einer Anzahl von Mundbildungen ein, welche namentlich Tiefseeformen betreffen.

Unter den Docoglossen ist das Schnauzenende der Lepetiden ganzrandig mit einem Tentakelanhang unten an jeder Seite, ähnlich wie bei *Ampullaria* und *Jeffreysia*; die Acmaeiden haben eine Krause um die Mündung und die Patelliden eine einfach ganzrandige Schnauze. Unter den Acmaeiden beschreibt indess Dall die Gattung *Pectinodonta* mit zwei Lappen an den Seiten der Schnauze, über welcher sich der Kopf merkwürdig auszieht. Sollten diese Lappen mit dem abyssichen Aufenthalte zusammenhängen, so würden sie eine Parallele haben in den langen Schnauzententakeln, welche Pelseneer von dem gleichfalls abyssicolen *Trochus infundibulum* angiebt (Fig. 17); allerdings fehlen diese Fortsätze nicht nur den littoralen Formen, sondern ebenso gut den anderen Tiefsee-Trochiden.

Digitized by Google

Bei *Pleurotomaria* hat die rundliche Schnauze (XIII. 1) eine rundlich-ovale, etwas papillöse Endscheibe. Der Mund liegt in der Mitte, in Verbindung mit einer tiefen Rinne an der Unterseite. Aehnlich ist die lange Schnauze von der Trochide *Gaza superba* Dall, deren halbmondiges Ende dichte Papillen und gefranste Ränder trägt. Aehnlich ist bei *Cocculina Rathbuni* Dall der Mund, der in der Mitte des halbmondförmigen Endes einer abgeflachten Schnauze liegt, von einem Papillenhof umgeben. Unter den Rhachiglossen fehlt bei *Olivella* der Rüssel ganz oder ist doch sehr kurz. Umgekehrt beschreibt Dall den Rüssel von *Capulus* als sehr lang.

Fig. 17.



Trochus infundibulum Watson. Vordertheil und Fuss von unten. *a* Mundöffnung. *b* Lippenfühler. *c* Tentakel. *d* Mantel. *e* Mantelhöhle. *f* After. *g* Fuss. *h* Vorderer Epipodiallappen. *i* Epipodialfühler. (Nach Pelseneer.)

Bei *Spergo*, einer abyssicolen Untergattung von *Mangilia*, ist das *Rhynchodaeum* enorm und sehr erweiterungsfähig, durch Schleimdrüsen schlüpfrig; der Rüssel in seinem Grunde ist dagegen nur kurz und kann vermuthlich nicht mehr vorgestreckt werden (371).

Den längsten Rüssel hat wohl *Solarium*, doch ist er im ausgestülpten Zustande noch nicht beschrieben.

Auf jeden Fall bleibt noch Manches zu thun, bis alle Rüssel- und Schnauzenbildungen in ihren morphologischen Einzelheiten völlig aufgeklärt sein werden. — *)

Musculatur und Bewegung siehe unter Integument.

Meist sind zwei seitliche Kiefer vorhanden, mit mancherlei Abänderungen. Sie sollen beim Verdauungskanal besprochen werden.

β. Die Fühler und die Augen.

Hier ist selbstverständlich nur von den beiden echten Kopfaugen die Rede, nicht von den accessorischen Epipodial- und Mantelaugen.

Die Stellung der Augen.

In der Regel sind zwei konische oder pfriemliche contractile Fühler vorhanden, welche zu den beiden Augen in naher Beziehung stehen. Diese liegen an oder in der Nähe der Tentakelbasis und rücken von hier aus auf die Fühler selbst, an deren Aussenseite sie sich allmählich bis zum freien distalen Ende entlang schieben, meist auf besonderen Vorwölbungen oder Augenträgern. Da bei den meisten Diotocardien neben

*) Für die Formen von Schnauze und Rüssel vergl. die Habitusbilder Taf. I—XII.

Digitized by Google

den Fühlern oder Tasttentakeln besondere Augenträger oder Augententakel sich finden, fasst Lang (vergl. Anat.) die Sache umgekehrt auf und nimmt als ursprünglichen Zustand jederseits ein Fühler- und dahinter ein Augententakel an, anfangs von gleicher Länge, später das Ommatophor kürzer bis zur vollständigen Reduction. Verschmelzen nun beide Tentakel mit einander, so findet sich das Auge in allen verschiedenen Höhen am Fühler. Für einen solchen Hergang spricht der Umstand, dass das Tentakel im proximalen Theil unter dem Auge meist nicht unbeträchtlich dicker ist, als über demselben, dagegen aber die Thatsache, dass das Auge gerade bei höchstentwickelten Formen an der Fühlerspitze liegt, während wir es an oder hinter der Basis zu suchen hätten. Sicherlich haben wir's nicht mit einer schematischen Entwickelung zu thun, vielmehr ist darauf hinzuweisen, dass oft bei nahen Verwandten, wie den zu einer engeren Familie gehörigen Gattungen die Stellung des Auges wechselt, indem es sich von der Basis weit hinauf am Fühler an dessen Aussenseite vorschiebt. Der historische Hergang ist, wie sich bei der Entwickelung des Auges zeigt, wohl der, dass das Auge zunächst einfach in der Epithelfläche liegt. Das Streben nach freierer Umschau lässt es aus derselben hervortreten. Ist dabei noch keine nähere Beziehung zwischen Auge und Fühler eingetreten, dann entsteht ein selbständiger Ommatophor. War die Abhängigkeit bereits vor dem Herausschieben des Auges aus der Kopffläche geschaffen, dann schiebt sich's am Fühler in die Höhe, aus dessen Aussenrand sich abermals ein Ommatophor herausheben kann.

Am weitesten tritt der Zusammenhang zwischen Tentakel und Auge zurück bei manchen Naticiden, bei denen das letztere unter das Integument hinabsinkt. Bisweilen schwinden die Fühler, während die Augen bestehen bleiben, wie bei *Homalogyra*. Sehr viel häufiger ist der umgekehrte Fall, wo das Auge schwindet, bei vielen Tiefseeschnecken*), unter den Diotocardien nur ausnahmsweise, bei den Cocculiniden und manchen Docoglossen, viel häufiger unter den Monotocardien, bei *Choristes, Oocorys*, bei *Addisonia* unter den Capuliden (?), unter den Nassiden bei *Buccinanops*, unter den Olividen bei *Ancilla* und *Olivella*, bei Natica-Arten; bei manchen Arten von *Terebra*, zum mindesten bei *T. duplicata*, bei *Janthina* treten nur selten noch Spuren auf (70), die kleinen Vitrellen sind als Höhlenbewohner erblindet. Bei *Olivella* fehlen mit den

*) Von Tiefseeformen, welche der Augen entbehren, seien etwa folgende genannt: von Docoglossen *Pectinodonta* und *Propilidium* (367), von Rhipidoglossen *Puncturella* (166) und *Cocculina* (367), von Monotocardien *Pleurotoma lepta* Wats., *Pl. brychia* Wats. (166), *Pleurotomella*, Subgenus von *Mangilia* (367), *Fossarus* (166), *Olivella*, *Chrysodomus* (*Sipho*) *globulus* Dall, manche Arten von *Vermetus*, welche auch der Fühler entbehren (367). *Vermetus erectus* Dall hat keine Fühler und vermuthlich auch keine Augen. (367). *Capulus galea* hat zwar keine Augen, aber noch Augenstiele (367). Die Entscheidung, ob noch ein Bulbus vorhanden, ist oft nicht leicht, da er zwar noch erhalten, das Pigment aber verloren gegangen sein kann, wie bei *Voluta* (*Guivillea*) *alabastrina* Wats. (166). Von der Tiefseegattung *Pontiothauma* E. Smith beschreibt ihr Autor zwei Arten, eine mit, die andere ohne Augen (759).

Digitized by Google

Augen die Fühler. Die Lepetiden unter den Docoglossen haben wohl in Folge nächtlicher Lebensweise die Augen verloren.

Charakteristisch ist die erwähnte Lage des Auges an der Aussenseite des Fühlers. Ausnahmen kommen äusserst selten und nur dann vor, wenn es an die Wurzel des Tentakels oder noch etwas dahinter gerückt ist. Nach innen von den Tentakeln liegen die Augen eigentlich nur bei *Valvata*, annähernd so bei *Truncatella;* auf die Oberseite der Fühlerwurzel treten sie wenigstens bei *Hydrocaena* und *Acmaea*, auffälligerweise also bei Formen, von denen drei Viertel ausserhalb des Meeres leben.

Bei der kleinen *Jeffreysia* und *Cysticus* (unter den Marginelliden) bleibt das Auge ein Stück hinter dem Fühler zurück.

Aussen an der Fühlerwurzel, bald noch auf einer kleinen Anschwellung, bald ohne besonderen Vorsprung, liegt es bei den Patelliden, Fissurelliden, Pleurotomariiden, sowie bei den terrestrischen Heliciniden und Proserpiniden unter den Diotocardien, bei den Eulimiden, Lamellariiden, Xenophoriden, Nariciden, bei den terrestrischen Cyclophoriden und Cyclostomiden, bei den Cypraeiden, Litiopiden, Hydrobien und Rissoen, bei *Skenea*, bei Turritelliden und Vermetiden, Planaxiden, Cerithiiden, Cassiden, manchen Turbinelliden, Fasciolariiden und Coniden *(Pusionella, Surcula, Pleurotoma)*.

Bei manchen Arten von diesen Familien tritt es bereits auf den Fühler selbst über. Es rückt weiterhin entweder auf einem sich abgliedernden Augenstiel oder Ommatophoren nach aussen, oder es schiebt sich unmittelbar am Fühler selbst in die Höhe. Als Combination zwischen beiden kann man die Fälle betrachten, in denen sich der Augenstiel erst weiter oben vom Fühler abzweigt. Höhere Lage unmittelbar am Tentakelrande kommt namentlich bei entwickelteren Formen vor, gar nicht bei Diotocardien. Bei Cypraeen und *Crucibulum* rückt es eine Strecke weit in die Höhe, bei Trichotropiden schwankt es zwischen unterem und zweitem Viertel, von der Basis bis zur Mitte bei Tritoniden, bis nahe an die Spitze bei Mitriden und Turbinelliden. Bei den Harpiden und Moduliden liegt es auf mittlerer Höhe, höher bei *Turbinella, Clavatula, Oliva*. Bei der terrestrischen *Assiminea* nimmt es beinahe die Spitze des Tentakels ein. Bei den hochstehenden Terebriden ist es vollkommen endständig. Fischer nennt solche Formen acrophthalm, im Gegensatz zu basiophthalmen und pleurophthalmen.

Freie Augenstiele, die von der Basis der Tentakeln ausgehen, entwickeln sich namentlich bei den Diotocardien; bei manchen Trochiden erreichen sie die Länge der Fühler: *Chrysostoma, Umbonium;* — meist bleiben sie beträchtlich dahinter zurück: Haliotiden, Cyclostrematiden, Delphinuliden, *Calliostoma, Phasianella, Turbo*. Eine ähnlich einfache Combination findet sich unter den Monotocardien nicht eben häufig, namentlich bei den fluviatilen Ampullarien und Melanien. Meist rückt hier der Ommatophor am Fühler in die Höhe (bez. verschmilzt theilweise mit ihm), so bei *Paludina, Dolium*, Cerithien, *Mangilia*.

Digitized by Google

Bei den Strombiden erscheint der Augenträger mit dem grossen Auge als die directe Fortsetzung der Fühlerbasis, während der distale Tentakeltheil als kleines Anhängsel daransitzt. Bei *Terebellum* schwindet dann die Geissel, und es bleibt bloss der Ommatophor übrig. Unter den Cerithiiden scheint bei *Aphanistylus* aus gleichem Grunde das Auge endständig geworden zu sein.

Es giebt mithin verschiedene Wege, auf denen ein einfacher Fühler mit terminalem Auge zu Stande gekommen ist, so dass die übereinstimmende Fühlerform von *Terebra, Terebellum, Aphanistylus* und *Assiminea* als Folge von Convergenz anzusehen ist.

Bei den Heteropoden liegt das grosse Auge auf einer Vorwölbung hinter den Fühlern, ein wenig davon getrennt.

Die erwähnte Wölbung an der Aussenseite der Fühler kann sich sehr erweitern. Das Maximum wird nach Bouvier's Auffassung bei den Voluten geleistet. Hier verbreitert sich die Fühlerbasis bis zum Auge zu einer Art flacher Scheibe, und beide verschmelzen in der Mittellinie. So entsteht ein dachartiger Vorsprung über dem Mund, der zu beiden Seiten sich halbkreisförmig abrundet. Am Vorderrande stehen die Fühler, die Augen sitzen entweder dicht neben der Basis ausserhalb oder an den seitlichen Ausladungen.

Als Abnormität kommt gelegentlich Verdoppelung von Fühler und Auge auf einer Seite vor, z. B. bei Patellen.

Formen der Tentakel.

Für die Voluten genügt es, dem oben Geschilderten hinzuzufügen, dass die frei vorragenden Fühlerabschnitte pfriemenförmig sind.

Die stets nur contractilen, nie einstülpbaren Tentakel sind zumeist pfriemenförmig, bald kürzer conisch, bald cylindrisch, bald cylindrisch und oben zugespitzt, seltener abgeflacht, und in einigen wenigen Fällen nehmen sie ganz besondere Complicationen an.

Fig. 18.

Eulimella clavula. (Nach Lovén).

Die Fühler fehlen bei *Homalogyra* und *Olivella,* sowie bei *Terebra duplicata* (s. o.), sie werden rudimentär bei *Pterotrachea.* Die Fälle, wo bloss die Fühlerspitze neben einem kräftigen Ommatophor verschwunden ist, sind schon erwähnt *(Aphanistylus, Terebellum).*

Pfriemenförmig, oben zugespitzt, auch konisch, sind die Tentakel etwa bei den Docoglossen, bei Fissurelliden und Haliotiden, bei Stomatiiden, Trochiden *Proserpina*, bei Naticiden und Lamellariiden, Mitriden, Melaniiden, Planaxiden, Chenopiden, Cassiden etc., mehr cylindrisch sind sie bei Neritiden, Eulimiden, Cerithiiden, Marginelliden, Harpiden, *Bela.* Bei *Cyclostoma* enden sie ohne jede Verjüngung, eher mit einer gewissen Erweiterung, wie bei den Pulmonaten. Durch Länge zeichnen sie sich aus bei

Digitized by Google

Marginellen, Ampullarien, *Cremnoconchus* u. a. Verbreitert (dreieckig) werden sie bei *Halia, Chrysodomus,* bei *Halia* dabei dick (1467), flach und gestreckt lanzettlich bei Nariciden, wobei die Verbreiterung distal vom Auge aus beginnt; auch bei den Naticiden sind sie stark abgeflacht.

Bei *Solarium* sind die Fühler zwei Kugelsegmente, welche mit den flachen Seiten in de[illegible] aneinander gelegt werden. Diese letzteren sind zudem [illegible].

Ein anderer U[illegible]g. Die Tentakel sind bald mit den W[illegible]zusammen[illegible], nach vorn divergirend, bald [illegible]ichte[illegible] wenn sie weiter auseinanderstehen. Der letz[illegible] häufigste.

[illegible]genheit [illegible]er Diotocardien ist es, dass ihre Te[illegible]gen, wodurch die Oberfläche fein zottig wird, be[illegible]rochi[illegible]otomariiden *(Scissurella)* und Haliotiden (s. u.).

[illegible]anthine[illegible] eine kurze dicke Fühlerbasis, welche zwei pf[illegible]enförmige G[illegible]n trägt. Am sonderbarsten sind sie bei den P[illegible]elliden ge[illegible]et, wo sie an den Bau bei manchen Opisthobr[illegible]n erinnern. [illegible]ier werden sie ohrförmig, bisweilen von der Gestalt ei[illegible]elsohrs, abgeflacht und mit einer stark wimpernden Grube auf de[illegible]senseite (Fig. 18).

γ. Epipodiale Bildungen am Kopf.

Thiele legt besonderen Werth darauf, dass die Organe und Falten der Seitenlinie sich bei zahlreichen Prosobranchien bis auf die Seiten des Kopfes, ja bis auf die Stirn erstrecken, so dass Fühler und Ommatophoren einfach als Theile dieses Gebrämes, um einen Ausdruck Bergh's anzuwenden, erscheinen. Ohne mich hier auf die Deutung einzulassen, zähle ich die Thatsachen auf.

Am verbreitetsten sind die Gebilde bei den Rhipidoglossen (I und II). Zwischen den Tentakeln erscheinen oft zwei meist abgeflachte fühlerartige Fortsätze, die Palmetten, die auch unter einander verschmelzen können und dann das Stirnsegel erzeugen. Sie fehlen durchweg bei den Formen, welche das Land bewohnen, Helicinen, Proserpinen und *Hydrocaena,* ebenso bei den Neritinen des Süsswassers. Bei den Turbiniden sind zwei Palmetten vorhanden, einfach oder gespalten und handförmig getheilt. Am weitesten gehen die Einschnitte bei den Phasianellen, bei denen die Uebereinstimmung mit den Fühlern besonders dadurch deutlich wird, dass auch der Ommatophor einen ähnlich, wenn auch schwächer gezackten Rand erhalten kann (II, 7). Bei den Trochiden sind sie ebenfalls einfach oder gefingert, oder aber zum Segel verschmolzen; dasselbe kann dann eben so fein zottig sein, wie die Tentakel. Besonders kleine Palmetten kommen bei *Calliostoma* vor, besonders gegliederte bei *Eumargarita* und *Solariella.* Sie fehlen bei Delphinuliden, Cyclostrematiden, Pleurotomarien und Fissurelliden.

Digitized by Google

Besonders stark getheilte finden sich unter den Stomatiiden bei *Gena*. Die Haliotiden haben ein einfaches oder gefranstes Segel. Bei *Umbonium* unter den Trochiden ist der flache linke Ommatophor zum Theil mit dem Tentakel verschmolzen; an dieses linke Tentakel heftet sich ein gefalteter, trichterförmiger Stirnanhang.

Unter den Monotocardien finden wir Stirn[illegible]en bei *Fossarus*, vielleicht kann man hie[illegible] auch ei[illegible] stehende niedrige Querfalte rechnen, welche [illegible] findet.

Bei manchen Rhip[illegible] unmittelbar hinter den Fühlern ein in seine[illegible]kteristis[illegible] so bei *H[illegible]otis*. Andere schalten ein n besonderen Lap[illegible]ücke, z[illegible]chen dem Ommatophor und dem [illegible]den und *Tricolia*, eine Untergattung von *Thas* [illegible]ten entbehrt.

Unter den Monotocardien finden wir be[illegible]*tea* u[illegible]*ula* zwei flache Lappen an den Seiten des Kopfes, [illegible]diesem das [illegible]en einer Scheibe geben, die in der Mitte durch die Längswulst [illegible]ortretende Schnau[illegible]getheilt ist. Sie vergrössern sic[illegible]tweilig im [illegible]sse der Brutpflege (s. u.).

δ. Penis und Mentum.

Gelegentlich tritt die Ruthe auf den Kopf über. Bei einigen [illegible]sobranchien findet sich unter der Schnauze eine bisweilen paarige Verdic[illegible]ng, welche Lovén als Mentum bezeichnet hat. Die erstere Eigenhei[illegible] soll unten unter „Penis“, die andere unter „Fuss“ behandelt werden.

2) Der Fuss.

Als ursprüngliche Form des Prosobranchienfusses wird im Allgemeinen die flache Kriechsohle betrachtet. Neuerdings ist allerdings Goette dagegen aufgetreten, worauf ich bei der Entwicklungsgeschichte zurückkommen muss. Nach ihm waren die Ur-Gastropoden Schwimmer, mit einer paarigen Fussflosse nach Art der Pteropoden. Da es sich dabei aber um eine rein hypothetische Stammform handelt, welche in keinem Falle mehr erhalten sein soll, so muss es erlaubt sein, dieselbe bei der Vergleichung unberücksichtigt zu lassen. Höchstens dürfte man sagen, dass sich an den ursprünglichen Schwimmfuss ausgestorbener Urformen zunächst die flache Gleit- oder Kriechsohle anschloss, welche mithin den Ausgangspunkt für die verschiedenen recenten Gestalten abgab.

Den einfachen Kriechfuss könnte man wohl als Protopodium bezeichnen, wenn auch dieser seltener gebrauchte Ausdruck nur für besonders kleine und kümmerliche Sohlen, wie die der *Vermetiden*, die Gray als *Protopoda* abtrennte, gebraucht wird.

Ausser der Sohlenfläche wird der Fuss von den Vorder- und Seitenwandungen und dem Fussrücken umschlossen. Abgliederungen, welche sich vollziehen bald mit, bald ohne Einbeziehungen eines Sohlentheiles,

Digitized by Google

bedingen ein Propodium; als Metapodium gilt entweder der Theil des Rückens, welcher das Operculum trägt, sobald er sich stielartig auszieht, oder aber irgendwelche sonstige Verlängerung hinter der Kriechfläche, welche letztere dann als Mesopodium zu gelten hat. Da aber die Bestimmungen ganz unsichere bleiben, so können die Ausdrücke nur nebensächlichen, jedenfalls keinen grundlegenden morphologischen Werth beanspruchen. Zudem wird oft genug bloss von einem Pro- und Metapodium gesprochen, sodass der ganze Haupttheil als Hinterfuss bezeichnet wird.

Die Andeutung einer Quergliederung vollzieht sich oft am Vorderrande, insofern eine Querfurche in zwei Lippen scheidet, deren obere sich in verschiedener Weise weiter bilden kann.

Eine andere Differenzirung betrifft die Längsrichtung, indem eine mittlere Längsfurche von verschiedener Tiefe zwei symmetrische Hälften scheidet.

Schwellungen, von denen wir noch nicht überall wissen, wie sie zu Stande kommen, können dem Fuss eine ungemeine Ausdehnung geben. Verlängerungszipfel kommen am Vorder- wie am Hinterende vor, paarig und unpaar.

Seitliche Verbreiterungen, welche sich auf die Schale hinaufschlagen, könnte man als Parapodien bezeichnen; sie würden so heissen müssen, wenn sie durch verminderte Dicke schärfer abgesetzt wären.

Die höchsten Complicationen finden sich bei den pelagischen Heteropoden, umgekehrt Reductionen bei festgewachsenen und parasitischen Formen.

Und damit zum Einzelnen!

Diotocardia. Bei den Diotocardien bleibt der Fuss fast immer einfach, mit wenigen Complicationen.

Die Docoglossen haben einen dicken, fleischigen, ovalen oder annähernd kreisförmigen Fuss, beinahe saugnapfartig.

Etwas freier wird er bei den Rhipidoglossen, oval bei Haliotis, vorn abgestutzt, mehr oder weniger verlängert bei Turbiniden, Neritiden, kürzer bei den meisten Trochiden, stärker verlängert bei manchen Pleurotomariiden, sowie bei Cyclostrematiden, bei denen sich seine vorderen Ecken in fadenförmige Zipfel ausziehen. Sehr gross wird er bei manchen Stomatiiden, sodass er sich bei *Stomatia, Gena* und *Microtis* vorn unter der Schnauze vorschiebt und bei der letzteren (I, 15) einen Ausschnitt für den Kopf bekommt. Bei den Proserpiniden spitzt er sich hinten zu. Bei den Phasianellen wird er, als höchste Steigerung, durch eine tiefe Längsfurche halbiert; auch *Umbonium* hat ähnliche Theilung. Bei den Fissurellen und Cocculinen haben wir umgekehrt noch den grossen abgerundeten Fuss der Docoglossen.

Monotocardia. Einfache Form.

Unter den Monotocardien treffen wir in der Mehrzahl gleichfalls eine einfache Sohle, doch ist in der Regel der Vorderrand quer abgestutzt

Digitized by Google

oder gebogen, zumeist auch schlanker und beweglicher. Solche Formen zeigen etwa die Toxoglossen, unter den Rhachiglossen die Marginelliden, Volutiden, Mitriden, Turbinelliden, Bucciniden, Columbelliden, Coralliophiliden, unter den Taenioglossen das Gros, sodass nur einzelne Abweichungen nachher aufzuzählen sind. Der Fuss verlängert sich bei vielen Cypraeiden, Chenopiden u. a. Unter den Ptenoglossen haben die Scalarien eine lange, schlanke Sohle, ähnlich die Eulimiden und Pyramidelliden.

Beinahe rechteckig ist die Sohle von *Fusus*, breit bei den Voluten, kurz bei Truncatellen, Coralliophiliden, bei den Tritoniden, darunter bei *Ranella* oval und dergl. m.

Ausserordentlich vergrössert und nach allen Seiten den übrigen Körper weit überragend wird die Sohle bei Marginelliden, Nassiden, Doliiden. Unter den Volutiden hat die abyssicole *Wyvillea* einen enormen Fuss (1175), bei *Yetus* wird er doppelt so gross als die Schale, in die er nach Adanson nicht zurückgezogen werden kann, wie bei den übrigen dieser Kategorie.

Der Vorderrand erscheint ausgeschweift unter den Voluten bei *Lyria*, bei *Phos* (V, 11), *Mathilda*, *Torinia* (V, 15), *Homalogyra* (IV, 16). Häufig treten seine seitlichen Ecken vor, als schräge Hörner nach vorn bei *Valvata* (IV, 22), seitlich herausstehend oder nach hinten gebogen, bei stärkeren Graden als Ohren bezeichnet bei *Phos* (XI, 11), Nassiden, (XI, 6, 7, 8), Doliiden (VII, 5), Chenopodiden, *Mathilda*, *Torinia*, *Litiopa*, manchen Paludiniden, besonders stark bei *Melantho* u. a. *Choristes* hat vorn zwei tentakelartige Fortsätze. Ueber *Vermetus* s. u.

Der Hinterrand der Sohle, meist abgestumpft, spitzt sich bei *Pirula* u. a. zu und zieht sich bei *Phos* in einen Endfaden (XI, 11) aus. Häufiger gabelt er sich und läuft in zwei Spitzen aus, so bei *Ancilla* unter den Olividen (XII, 9), bei *Wyvillea*, namentlich aber bei den Nassiden (XI, 6, 7, 8), wo die Zipfel beträchtliche Länge erreichen können; ja sie können sich wiederum gabeln, wie bei *Nassa crenulata* (voy. Bonite, pl. 41, fig. 1). Noch auffälliger ist es, dass sie auch vor dem normal zugespitzten Hinterende seitlich heraustreten können: *Nassa olivacea* (Quoy. voy. Astrolabe, pl. 32, fig. 13).

Längstheilungen.

Die physiologische Arbeitstheilung zwischen beiden Fusshälften, wonach abwechselnd die linke und rechte Hälfte die Locomotion übernimmt, hat in vielen Fällen, wie bei *Phasianella* (s. o.), ihren morphologischen Ausdruck gefunden in einer medianen Längsrinne von wechselnder Tiefe. Die Bildung tritt uns in den verschiedensten Familien und Gattungen entgegen, sprungweise. Eine fein angedeutete Furche hat *Acicula* (bei uns als *Acme* bekannter), eine drüsige Rinne *Rissoa*, eine stärkere Furche *Littorina* und besonders die Cyclostomatiden (IV, 20, 21), ferner *Cerithiopsis* und unter den Eulimiden *Stilifer*, vorwiegend kleine Formen, und vorwiegend aus der oberen Grenze der Gezeitenzone und vom Land.

Digitized by Google

Bei *Scalaria* beschränkt sich die Furche auf den hinteren Abschnitt der Sohle.

Eine Längsfurche hinten auf dem Fussrücken hat *Lagochilus*. Von *Haliotis* beschreibt Wegmann eine runzelige längliche Grube (1497)*), *Pleurotomaria* hat eine ähnliche, hinter dem Deckel (367); sie ist bei *Pl. Adonsoniana* unregelmässig querrunzelig, mit warzigen Rändern, bei *Pl. Quoyana* allerdings fehlt sie. Da sie aber hinter dem Operculum sich findet, kann Wegmann's Deutung, sie entspreche bei *Haliotis* dem fehlenden Deckel, kaum zu Recht bestehen.

Andere Längsfurchen s. u. (Drüsen. *Janthina*).

Quertheilungen.

Hie und da treten gröbere Querfurchen auf, von Lippenbildungen und dergl. noch abgesehen.

Bei *Pomatiopsis* unter den Hydrobiiden wird die Sohle einfach durch eine mittlere Querfurche halbiert, wobei beide Hälften abwechselnd wirken.

Bei den Olividen (XII, 8, 9) ist der vordere Abschnitt des Fusses etwa in der Halsgegend durch eine tiefe Querfurche von der übrigen Sohle geschieden, sodass Vorder- und Hinterfuss scharf getrennt sind. Das Propodium ist meist halbkreisförmig, die Peripherie nach vorn, bei *Ancilla* schmal und mehr dreieckig, bei *Olivella* halbmondförmig. Es wird abermals durch eine auf der Oberseite befindliche tiefe Längsfurche halbiert; die Furche beginnt in einigem Abstande von der Peripherie und reicht bis zum Hinterrande. Die übrige Sohle (Meta- oder Mesopodium) hat ausserordentlich verbreiterte Seitentheile, welche sich parapodienartig auf die Schale hinaufschlagen.

Bei den Harpiden (XII, 7) wird in ähnlicher Weise ein breites Vorderstück abgetrennt, indess nur unvollkommen, indem zwei tiefe Einschnitte von den Ecken der Vorderkante nach hinten gegen die Schnauze convergiren.

Besonders stark ist ein vorderer Fussabschnitt als Propodium abgetrennt bei den Naticiden (VI, 6, 7, 8), als ein nach oben und hinten auf Kopf und Schale hinaufgeschlagenes, beim Graben schützendes Schild. Die grösste Länge erreicht es bei *Sigaretus* (VI, 11). Sein linker Rand verlängert sich bisweilen zu einer hinten offenen Rinne und Röhre, die als falscher Sipho der Zuleitung von Athemwasser dient (VI, 6); den gleichen Dienst kann ein Ausschnitt des auf die Schale hinaufreichenden Randes leisten (VI, 7, 8). Gleich hier mag bemerkt werden, dass auch der Hinterfuss auf seiner Rückenseite einen nach vorn auf die Schale umgeschlagenen Schalenlappen trägt, auf dessen der Schale zugewandter

*) Bei dem Subgen. *Tinotis* ist der Fuss hinten verlängert und trägt gleichfalls die Grube. Nach Fischer wird sie jederseits von einer Verlängerung der Epipodiallinie begrenzt.

Digitized by Google

Fläche das Operculum sitzt (VI, 6). Sämmtliche Theile sind stark schwellbar (s. u.), bei *Sigaretus* besonders das Propodium.

Bei *Narica* geht eine tiefe Trennung zwischen Pro- und Metapodium hindurch, ersteres ist schmal, bei N. *cancellata* vorn verbreitert (1338), letzteres kreisförmig (VIII, 9).

Hier kann man wohl den Springfuss der Strombiden und Xenophoriden anschliessen, der auf einer so tiefen Sonderung zwischen einem muskulösen, kurzen, zum Gleiten nicht eingerichteten Pro- und einem stielartigen Metapodium beruht (VIII, 2, 4, 5, 8). Letzteres trägt das Operculum, auf welches die springende Schnecke sich stützt. Es ist bemerkenswerth, dass diese Differenzirung mit einer starken Gliederung des ganzen Leibes parallel geht. Das Thier selbst ist gewissermaassen gestielt. Schlank und drehrund tritt der Körper aus der Schale heraus, der verlängerte Kopf ist scharf abgesetzt, unter ihm verlängert sich der Körper in ähnlicher Weise, um sich endlich in den Vorder- und Hinterfuss zu spalten. Bei *Terebellum* (VIII, 3) wird der Fuss wieder massiger, das Propodium ist unbedeutend gegenüber dem massigen Metapodium. Die Formen dieser Kategorie bezeichnet Gray als Leptopoden.

Querfurche am vorderen Rande. Mentum.

Der Vorderrand des Fusses trägt häufig eine quer verlaufende Rinne, welche nichts mit der Abgliederung eines Propodiums zu thun hat, sondern mit Drüsenbildungen (s. u.) zusammenhängt, wiewohl die Grenze nicht überall zu ziehen ist. Im Allgemeinen tritt die Furche zurück bei den Diotocardien, wiewohl sie Dall bereits von *Pleurotomaria* angiebt, bei den Trochiden ist sie schon sehr deutlich. Sie wird um so tiefer, je höher wir in der Reihe der Monotocardien hinaufsteigen, wenn auch keineswegs im gleichmässigen Schema (s. u. Drüsen). Am meisten sinkt sie in der Mittellinie ein.

Fig. 19.

Eulimella (Liostoma) clavula Lovén. (Nach Lovén.)

Sie setzt sich bisweilen, wie bei den Strombiden, von den Ecken aus in eine Furche fort, die schräg auf den Nacken nach der Mantelhöhle zu aufsteigt. Oefters tritt eine weitere Differenzirung ein insofern, als die obere Lippe nicht mehr bis zu den seitlichen Ecken reicht, sondern viel schmäler bleibt. Dann ragt dieselbe als ein Wulst unter dem Munde hervor und bildet das Kinn oder Mentum, wie Lovén die Bildung genannt hat. Ein solches findet sich unter den Cerithiiden bei *Triforis*, unter den Scalariiden besonders bei *Aclis*, ferner bei Eulimiden und Pyramidelliden. Bei *Aclis* ragt es, weit schmäler als die Sohle, vor dem Kopfe vor. Bei *Eulima* ist es zweilappig (Fig. 19); bei *Pyramidella* ist es durch eine tiefe, mediane Längsrinne gespalten etc. Es ist wohl angezeigt, dasselbe nicht mit Lowe aus Tentakelverschmelzung herzuleiten, sondern mit Lovén als eine

Digitized by Google

Art *Propodium* zu betrachten; es stellt gewissermaassen die erste Stufe des Propodiums von *Natica* vor.

Reducierte Fussbildungen.

Bei den Vermetiden ist hauptsächlich der cylindrische Hinterfuss mit dem runden Operculum erhalten. Der eigentliche Fuss ist stark verkümmert, läuft aber vorn in zwei tentakelartige Fortsätze aus. Klein bei *Tenagodes* s. *Siliquaria*, werden sie meist lang und tragen an der Unterseite eine Längsrinne bei *Vermetus*. Sie gehören wohl nicht zum *Epipodium*, sondern sind die ausgezogenen vorderen Seitenenden.

Zweifelhaft liegen die Verhältnisse bei Hipponyx, der mit einer breiten runden Platte auf der Unterlage festsitzt, sodass die runde Schale dieser Basalplatte entspricht. Entsprechend der älteren Auffassung nimmt noch Houssay an, dass die Platte dem Operculum entspricht (1413). Thiele*) hat neuerdings eine abweichende Ansicht geäussert, wonach sich's um eine Abscheidung der Sohlenfläche handeln würde. Sollte aber nicht vielmehr in dem dreilappigen Organ, das unter der Schnauzenbasis verborgen liegt (VI, 23), der Rest des verkümmerten Fusses zu erblicken sein, sodass die ältere Ansicht Recht behielte? Auch möchte ich darauf hinweisen, dass die Basalplatte den gleichen hufeisenförmigen Muskeleindruck zeigt, wie die Schale, ein Moment, das sehr für die operculare Natur der Basalplatte spricht.

Dass der Fuss bei Schmarotzern zurücktritt, kann nicht Wunder nehmen. Am stärksten ist wohl die Reduction bei Entocolax, bei dem er nur noch die äussere Umhüllung der Fuss- oder Fusssohlendrüse darzustellen scheint.

Der Heteropodenfuss (X und XI).

Bei den pelagischen Heteropoden hat sich eine kielartig hervorragende, senkrecht gestellte Platte herausgebildet, welche, da sie unten meist noch den Rest der Gleitsohle trägt, auf die Seitenwandung des Fusses zurückzuführen, bez. als eine neue Erwerbung und Sprossung dieses Theiles zu betrachten ist.

Die Umbildung lässt sich in continuirlicher Reihe verfolgen, wenn man von den Formen ausgeht, die noch eine vollständige und den ganzen Weichkörper aufnehmende und durch einen Deckel verschliessbare Schale besitzen. Die ursprünglichste Differenzirung erinnert an den Springfuss, daher man die Kielfüsser etwa an die Strombiden anschliesst.**)

Oxygurus hat ein Propodium, das auf der Unterseite die vertiefte Kriechsohle besitzt, davor aber einen flossenartigen Auswuchs zeigt, und

*) In der soeben erschienenen Abhandlung: Thiele, Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und deren Derivate. Ztschft. f. wiss. Zool. LXII, 1897. Ich werde sie künftig als „197, III" citiren.

**) Das Historische s. bei Grobben (1239). Grenacher nennt die Flosse als eine Neuerwerbung *Deutopodium* (Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIV. 1874).

Digitized by Google

ein scharf abgesetztes, schwanzartig nach hinten gerichtetes Metapodium, welches das Operculum trägt. Der flossenartige Anhang dient beim Rudern, die Sohle, meist als Saugnapf betrachtet, kann noch zum Kriechen gebraucht werden. Die Gliederung entspricht durchaus der beim Springfusse der Strombiden.

Bei *Atlanta* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, doch ist die Kriechsohle reducirt und zu einem kleinen, bisweilen gestielten Saugnapf geworden und die Flosse vergrössert.

Bei den übrigen ist der Deckel abgefallen und die Schale rudimentär geworden, womit eine starke Umbildung und Verlängerung des ganzen Körpers, bezw. des Metapodiums eingetreten ist. Der Leib ist unter Aufquellung walzenförmig geworden mit zugespitztem Vorder- und Hinterrande. Die Flosse am Propodium hat sich stark verbreitert und vergrössert, der Saugnapf, die ursprüngliche Kriechfläche, hat sich an ihrem freien Rande entlang nach hinten verschoben. Bei den Pterotracheen ist er noch kleiner geworden und zugleich zu einem secundären Geschlechtsmerkmal degradirt, da er meist nur bei den Männchen vorhanden ist. Wenn ihn gelegentlich noch die Weibchen besitzen, am häufigsten bei *Pterotrachea coronata,* pflegt er kleiner zu sein. Bei *Pterosoma* verbreitert sich der ganze Fuss oder, wie man hier sagen kann, der ganze Rumpf seitlich und vorn flügelartig, sodass die Ausladungen vorn über dem Kopf in einem schwachen Ausschnitt zusammenstossen. Die Flosse ist klein und trägt, ebenfalls beim Männchen, den stark reducirten Saugnapf noch etwas weiter nach hinten verschoben. Wo die Flügel aufhören, spitzt sich das Metapodium, das am Körper sitzt wie der Griff an der Geige, zu und verlängert sich zu einem Endfaden.

Da *Pterosoma* noch beschalt ist, gehört es in dieser Hinsicht in die Reihe vor die Pterotracheen. Diese zeigen auch, als die aberrantesten Endglieder, eine Anzahl weiterer Contourenverschiebungen. Bisweilen zeigt der Körper noch vor der Flosse ventrale Einschnürungen, welche eine Vermehrung der Flossen hintereinander vortäuscht (die Muskulatur folgt nicht.) Oefters ist der Hinterkörper hinter dem Eingeweidesack spindelförmig geschwollen und läuft in eine paarige, kurze Endflosse aus, zwischen der wiederum ein mehr oder weniger langer Endfaden, wohl bis zu Körperlänge hervorschaut. Bei *Cardiapoda* glatt und nur am Ende schwach verdickt, ist er meist durch Verdickungen gegliedert wie eine Schnur, in die man in gleichen Abständen Knoten geknüpft hat, bald je einen, bald je zwei unmittelbar hinter einander. Bei *Cardiapoda* läuft das zugespitzte Schwanzende dagegen in einen unpaaren, sternförmigen Anhang aus, der aussieht wie ein Zahnrad mit wenig Zähnen; — lauter wunderliche Erweiterungen des zum Gleichmaass dringenden übrigen Körpers, wie sie mit der pelagischen Lebensweise in irgend welchem Zusammenhange stehen.

Digitized by Google

Drüsen des Fusses. Floss von *Janthina*.

Zur Unterstützung der Fixation oder Locomotion wird der Fuss drüsig, besonders vorn. Hier soll nur von den Drüsen gesprochen werden, deren Mündungen deutlich auf der Oberfläche sich abheben. Ihrer sind es in der Hauptsache zwei, die Lippendrüse der Autoren, welche ich, um Verwechslungen auszuschliessen, lieber als Vorderrand- oder kurz als „Randdrüse" bezeichne, und die Fusssohlendrüse.

Beide Arten von Drüsen fehlen den Docoglossen (1411).

Die Bestrebungen von Barrois, Lang, Thiele u. a., die Homologien zwischen der Sohlendrüse der Prosobranchien und der Byssusdrüse der Muscheln im Einzelnen klarzustellen, hat Thiele zur Auffindung eines anderen Restes geführt, den er als vordere Fussdrüse bezeichnet (197, III). Bei jungen Exemplaren von *Haliotis tuberculata* liegt ganz vorn im Fuss eine Längsrinne, die hinten in ein drüsiges Blindsäckchen übergeht. Ein Rest findet sich noch bei den Trochiden als mediane Rinne, die blind endigt.

Da die Rand- und die Sohlendrüse aus diffus vertheilten Drüsenzellen hervorgehen, macht sich ihre Concentration nur allmählich deutlich. Die Randdrüse entwickelt sich parallel mit der vorderen Querfurche (s. o.). Die Lippenbildung tritt wohl bisweilen auf die Seitenränder über, am weitesten vielleicht bei *Pomatias*, wo ich die Schleimbänder, mit welchen das Thier sich in der Ruhe an Fremdkörpern befestigt, aus seitlichen Vertiefungen nahe am Hinterende abtreten sah.

Die Sohlendrüse, anfangs diffus, wird als besonderes Gebilde deutlich, wenn sich die Sohlenfläche hinter dem Vorderrand vertieft, zunächst napfartig einsinkt und endlich die Ränder des Napfes zu engem Porus zusammenschliesst. Napfartig ist's noch bei *Capulus* (197, III), ähnlich bei *Janthina* (s. u.). Bei den höheren Taenioglossen und Stenoglossen haben wir einen deutlichen Porus (XII, 10), welcher früher als Wassergefässöffnung angesehen wurde (104). Bei manchen Muriciden zerfällt er in zwei unmittelbar hintereinander liegende Oeffnungen (104).

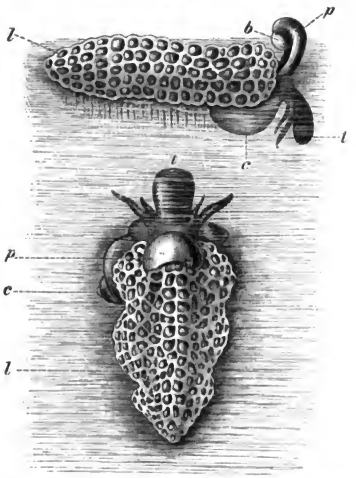
Zweifelhaft in Bezug auf ihre Homologie ist eine vordere Drüse, welche bei *Cyclostoma* unter der Schnauzenbasis mündet; ähnlich bei *Vermetus* („glande suprapédieuse", Houssay 1413). Die tiefe Rinne bei ersterem, die Verkümmerung der Sohle bei letzterem hat besondere Verhältnisse veranlasst (s. u.).

Eine eigenartige drüsige Umwandlung hat der Fuss von *Janthina* erfahren. Die Randdrüse mündet in flacher Querrinne. Dahinter ist die Sohle zum Trichter eingesunken, in welchem, diffus, die Sohlendrüse mündet. Hinten schliesst sich daran bei *J. communis* ein starker Wulst, der zuerst in der Mitte erscheint, dann aber die ganze grubige Vertiefung des hinteren Sohlenendes ausfüllt. Er ist mit starken Längsfalten versehen, die wieder von feineren secundären Falten gefurcht sind. Bei *J. exigua* sind es zwei Wülste; seitlich von ihnen und dahinter ziehen

Digitized by Google

einfache Längsfalten über die Sohlenfläche (197, III). Alle drüsigen Theile tragen mit ihren Absonderungen zur Bildung des Flosses bei, welches aus erhärtetem Schleim mit eingelagerten Luftblasen sich aufbaut. Die Basis des Flosses, welches dem Fusse aufliegt, hat zwei glatte Längsstreifen, an denen bei der Fortpflanzung die Eikapseln haften. Nach Thiele hängt das Floss in den Furchen fest (197, III), und der Trichter formt die Blasen (und Eikapseln), während ich's bis in den Grund des Trichters haften sah und im Anschluss an Lacaze-Duthiers' Darstellung (1314) nur die Vorderwand des Trichters, welche man als Propodium bezeichnen könnte, für die Erzeugung der Blasen in Anspruch nehme (1163, die Cocons dürften aus den Geschlechtswegen stammen).

Fig. 20.



Janthina mit dem Floss, oben von rechts, unten von oben gesehen. *c* Schale. *l* Floss. *p* Propodium, eine Blase *b* bildend. *t* Schnauze. (Nach Lacaze-Duthiers)

Vereinzelt finden sich Drüsenbildungen auch auf der Oberseite des Fusses.

Als ein Gebilde sui generis, das noch der näheren Untersuchung harrt, zieht sich bei *Cassis* eine deutliche Rinne mit wulstigen Rändern auf der Oberseite des Fusses, dem Seitenrande nahe, hufeisenförmig herum, nur die Vorderseite frei lassend, sodass hier das Hufeisen offen ist (VII, 9).

Bei Docoglossen, *Patina*, *Patellastra*, *Nacella*, *Patinella*, kommt eine seitliche Falte auf dem Fusse vor, welche nach Thiele nur durch die Ausmündung einer Reihe kleiner Drüsen entsteht. Sie verläuft vorn unter dem Kopf. Wellige Biegung entsteht nur durch die Contraction des Fusses. Thiele bestreitet Pelseneer's Angaben (164), dass sie bei *Nacella* gefranst sei. Ist die Bildung von *Cassis* etwas Verwandtes?

Von *Capulus galea* aus tiefem Wasser giebt Dall noch besondere Drüsenmündungen an: „excretory papillae in the sinus over the head, at the right side".

Schliesslich ist noch einer kleinen, mehr oder weniger tiefen Drüsenspalte zu gedenken, welche sich dicht oberhalb des Deckels auf dem Fussrücken bei vielen Arten findet (s. u. Bildung des Operculums).

Digitized by Google

3) Das Epipodium.

Die wahre Orientirung über Faltenbildungen an den Seiten des Körpers, oberhalb des Fusses, lässt sich nur am Nervensystem gewinnen, insofern als die Innervirung von den Pedalcentren aus die Bestätigung abgibt für die ächte epipodiale Natur. Allerdings wird dieses Kriterium nicht ganz scharf genommen werden können; denn es hat, von der Deutung mancher Pedalnervenstränge abgesehen, keine Geltung für die oben beschriebenen epipodialen Bildungen am Kopf, die mehr oder weniger von den Cerebralganglien aus versorgt werden, so gut wie das Vorderende der epipodialen Krause nach Thiele (196, 197, I). Das Nähere s. u. Es lässt sich nicht leugnen, dass hier die Deutung auf Schwierigkeiten stösst. Ausser Thiele findet indess kaum ein Autor Anstoss an dieser Begrenzung. Andererseits wird umgekehrt von den epipodialen Gebilden alles das ausgeschlossen, was Bouvier, Haller, Pelseneer u. a., was zwar der Lage nach dazu gerechnet werden könnte, dessen Innervirung indessen von den Mantel- oder den Visceralganglien aus erfolgt. Mir liegt hier nur an dem Hinweis auf die Schwierigkeit einer scharfen Definition, die zwar nach der einen Seite, der pallialen, hin bestimmt unterscheidet, nicht aber nach der anderen, der cerebralen.

Da die Bildungen in Bezug auf Höhe der Differenzirung von der einfachen Falte aus bis zu allerlei Fortsätzen, wie in Bezug auf Continuität ausserordentlich wechseln, so sprechen andere, wohl zuerst nach Fischer's Vorgang, im Allgemeinen vortheilhaft von einer Epipodiallinie.

Als wesentliches Moment wird man die Anwesenheit besonderer Sinneswerkzeuge, der sog. Seitenorgane betrachten dürfen, sodass das Epipodium als eine Seitenlinie ursprünglich sensorieller Natur ist. Doch darf man keineswegs daraus ein diagnostisches Merkmal herleiten, da derartige Organe durchaus nicht überall nachgewiesen sind; vielen Deckellappen fehlen sie sonder Zweifel. Danach wird man zum Epipodium alle Erhebungen in der Epipodiallinie rechnen können, soweit sie von den Pedalganglien aus innervirt werden, wobei ein Uebertritt in das Gebiet des cerebralen Gebietes gestattet ist. Ausgeschlossen dagegen werden alle Anhänge in der Epipodiallinie, sobald sie von Mantelnerven versorgt sind. Man könnte diese Kategorie als Schein- oder Pseudepipodien zusammenfassen.

Misslich ist's, dass Fälle vorkommen, in welchen die äussere Morphologie zwar festgestellt ist, nicht aber die Innervirung. Sie müssen als unsichere gelten.

Eine andere Frage ist die, ob das ἐπί im Sinne von „auf" oder „über" genommen werden soll, ob also die Epipodien zum Fusse gehören oder über ihm liegen. Thiele verlangt die letztere Interpretation, also die Festlegung der oberen Fussgrenze in, bez. unmittelbar unterhalb der Epipodiallinie. Die Schwierigkeit ist nur die, dass bei den meisten Prosobranchien von der Linie so gut wie nichts mehr zu sehen ist; es

Digitized by Google

läuft also auf das oben erwähnte Dilemma hinaus, wie man die Körperregionen von einander abzugrenzen habe.

In erster Linie kommt das Epipodium den Diotocardien zu, und zwar vorwiegend, vielleicht ausschliesslich den Rhipidoglossen. Sporadisch ist es erhalten bei Monotocardien, welche dafür gelegentlich ein Pseudepipodium an seine Stelle setzen. Neuerdings will Thiele (197, III) bloss noch die Rhipidoglossen als Besitzer eines ächten Epipodiums gelten lassen.

Soweit ein Deckel vorhanden ist, darf man seine seitliche und hintere Umrandung vielleicht als zur Epipodiallinie gehörig betrachten. Tullberg bezeichnet sie als Deckelmantel (200).

Von den zum Kopf gehörigen Theilen abgesehen, erhalten wir demnach folgende Verhältnisse:

Rhipidoglossen.

Fischer (Man.) benutzt das Epipodium zu einer systematischen Eintheilung der Rhipidoglossen in Gymnopoden ohne dasselbe, und in Thysanopoden mit einem solchen. Zu den Gymnopoden gehören die Proserpiniden, Heliciniden, Hydrocaeniden, Neritiden und Neritopsiden, sowie Titiscania, zu den Thysanopoden die übrigen. Mit anderen Worten: alle Formen, welche zum Leben auf dem Lande oder im Süsswasser Bezug haben, entbehren desselben. Und es mag gleich hier darauf hingewiesen werden, dass auch unter den Monotocardien keine Landschnecke eine Spur davon besitzt; allerdings giebt Thiele von Neriten und Navicellen schmale Epipodialfalten an. — Wir haben es also jetzt bloss mit Thysanopoden zu thun.

Bei *Haliotis* läuft das Epipodium als eine starke Krause fast ringsum, wobei es aber vorn, wo der Kopf einsetzt, sowie hinten offen bleibt (s. Erklärung zu II, 2). Die Krause hat einen doppelten Saum, der mit vielen oft gefransten und gefingerten, unregelmässig gelappten Fortsätzen und mit zahlreichen Tentakeln besetzt ist. Sie sind reicher an der unteren Kante. Beide Gebilde sind auseinander zu halten und gelegentlich schon durch ganz verschiedene Färbung scharf unterschieden; bei *Haliotis tuberculata* sind die ersteren braun, die letzteren grün.

Die Fissurelliden haben meist eine Reihe von Tuberkeln, Papillen oder Cirrhen, so *Emarginula*, *Fissurella* (197, I, Fig. 1 und I, 7). Bei *Puncturella* s. *Cemoria* kommt ausser den conischen Tentakeln noch ein Cirrhus auf dem Fussrücken vor, bei anderen (*Cranopsis*) ist das vorletzte Tentakel länger als die übrigen; *Emarginula crassa* hat nach Lovén einen Cirrhus auf dem Fussrücken, vielleicht den Rest eines Deckellappens, ausserdem aber noch einen im Nacken. Lovén bezieht ihn auf die Geschlechtsorgane, Fischer auf die Epipodiallinie. Die Cemorien der südlichen Erdhälfte haben noch jederseits hinter dem eigentlichen Tentakel einen Fühler am Halse.

Pleurotomaria hat nach Dall (367) zwei breite, dünne und am Rande

Digitized by Google

gefranste, hinten getrennte Lappen, ohne deutliche Tentakel oder andere Fortsätze (XIII, 1, 2). Sie werden im Leben der Schale angelegt, als dienten sie ihr zur Stütze, im Gegensatze zu den Trochiden, die sie frei halten, als Tastwerkzeug. Bei *Pl. quoyana* sind sie grösser als bei *Pl. adansoniana*. Bei letzterer sind auch beide Epipodien insofern etwas stärker verschieden, als das rechte bis zum Vorderende des Fusses reicht, das linke aber bloss bis zum Vorderende des Operculums. Bei einem Exemplar von *Pl. quoyana*, welches Bouvier und H. Fischer neuerdings untersuchten *), fehlt das Epipodium; die Verfasser schliessen, dass es überhaupt innerhalb dieser alterthümlichsten Gastropodengattung seine Entstehung nimmt.

Bei *Scissurella* (I, 16, 17) ist es mit wenigen langen, fiederartigen Tentakeln besetzt, an deren Grunde je ein Augenfleck steht. Die Trochiden haben es in ähnlicher Ausbildung, die Falten gehen bis zum Operculum als Deckellappen und tragen eine wechselnde Zahl glatter, einfacher Tentakel, jederseits eins bei *Cardinalia*, sechs bei *Lamprostoma*, vier bei *Clanculus, Monodonta, Neomphalus,* vier sehr lange bei *Photinula*, drei bei *Gibbula*, ähnlich bei *Calliostoma*, *Umbonium,* sehr viele bei *Livona*; das Epipodium ist gelappt mit kurzen Anhängen bei *Solariella; Euchelus* hat vier Tentakeln jederseits und ausserdem noch freie Filamente. Bei *E. Margarita* sitzt an der Basis jedes der fünf bis sieben Fühler ein Augenfleck. Früher wurden diese Flecken von *Margarita* und *Scissurella* für Augen gehalten (Agassiz); jetzt hat Pelseneer (164, II) gezeigt, dass es wenigstens bei der ersteren nur kugelige Papillen sind mit dunklem Pigment im Epithel. Die Turbiniden verhalten sich ähnlich. *Phasianella* hat jederseits drei Cirrhen. Das Gleiche gilt von den Delphinuliden, bei *Liotia* beginnt das Epipodium zunächst mit zwei Tastern hinter den Ommatophoren, ähnlich bei *Cyclostrema*.

Ueber den rinnenförmigen Epipodiallappen von *Trochus infundibulum*, welcher nach Dall als Samenleiter dient, s. u. *Penis*.

Die Cocculinen theilen sich in solche mit und solche ohne ein Epipodialfilament *(C. spinigera)* jederseits (367).

Die Stomatiiden bilden gerade im Epipodium einen Uebergang zwischen Trochiden und Haliotiden. Es ist eine verschieden breite, gefranste oder mit Cirrhen versehene Falte. *Stomatia* hat es gefranst, aber fast ohne Tentakel (I, 13). Es endet hinter den Ommatophoren. Rechts bildet sich eine Art Nackenlappen, welcher sich zu einer oben offenen Rinne aushöhlt und als Analsipho dient (I, 12). Bei *Gena* ist es breit und schlägt sich zum Theil auf die Schale; am complicirtesten erscheint es bei *Gena laevis*, die Fischer als Subgenus *Plocamotis* abtrennt (II, 1). Die gefiederten Fransen liegen der Schale an, ausserdem sind jederseits drei zottige Tentakel vorhanden, dazu aber noch rechts und links ein zu ähnlichem Sipho umgebildeter Lappen. Nimmt man noch dazu die oben beschriebenen verzweigten Stirnlappen oder Palmetten, dann dürfte kaum

*) Bouvier, E. L., et H. Fischer, Sur l'organisation et les affinités des Pleurotomaires. Comptes rendus, CXXIV, 1897, p. 695—697.

Digitized by Google

eine andere Form existiren, welche so klar die Uebereinstimmung dieser epipodialen Kopfbildungen mit dem ächten Epipodium demonstrirt. Freilich ist die epipodiale Natur der Siphonen, so selbstverständlich sie zu sein scheint, erst noch durch Untersuchung des Nervensystems zu erweisen.

Docoglossen.

Die Krause oder Nackenkiemen der Patelliden, „zwischen Fuss und Mantel", wurden bis vor kurzem häufig als epipodiale Bildungen betrachtet. Die Innervirung weist sie neuerdings dem Mantel zu.

Dass die Drüsenfalte nicht als Epipodium gelten kann, wurde oben gesagt; sie liegt auch tiefer, als dieses zumeist, wiewohl Thiele's Auffassung, dass sie auf anstatt über dem Fusse angebracht ist, schwer zu verstehen ist.

Danach bleibt wohl bloss noch die Angabe bestehen, dass *Helcion* eine papillare Epipodiallinie besitzt.

Monotocardien.

Ein zusammenhängendes Epipodium ist hier selten. *Janthina* hat jederseits eine sich nach hinten verbreiternde, etwas gezackte, sichelförmige Falte. Die rechte ist breiter als die linke und legt sich stützend der Schale an. Es ist zu beachten, dass hier auch eine Art Stirnsegel vorkommt (s. o.). Ich wüsste kaum, wie man diese Bildung von der der Pleurotomarien etwa trennen wollte.

Litiope hat ein Epipodium mit ächten Tentakelfortsätzen. Jederseits sind drei vorhanden, dazu kommt noch, sich unmittelbar anschliessend, ein längeres rechts und links neben dem Operculum (IV, 11, 12).

Lang betrachtet die Fusstentakel von *Vermetus* (V, 19) als Epipodialgebilde. Oben sind sie zum Fusse gerechnet, was nicht viel ausmacht (s. o.).

Ein paar grosse, flügelartige, nach vorn ausgezogene Anhänge haben die Nariciden (VIII, 9). Sie schliessen sich am besten an die seitlichen Kopflappen der Capuliden an (s. o.).

Choristes hat jederseits zwischen Mantel und Fuss eine Papille und dazu ein Tentakel hinter und unter dem Deckel.

Die verbreitetsten Reste sind überhaupt die Deckellappen, gross bei den Naticiden (s. o.), ebenso bei *Hipponyx*. Hier wird der untere, festsitzende Theil, der wohl dem Deckel entspricht (s. o.), von einem gezackten Saum umgeben, der genau zu dem unmittelbar darüberliegenden ebenso papillösen Mantelrand passt (VI, 22, 23). Unter den Cerithidien hat *Bittium* jederseits einen flügelartigen, gewellten Opercularlappen, *Triforis* einen einfachen. Der Deckellappen von *Cerithiopsis erectus* Dall aus tiefem Wasser hat jederseits verschiedene kurze Fortsätze (367). Bei *Mathilda* ist der Deckellappen mit einer Reihe von Anhängen besetzt, die in unausgesetzter Bewegung sind. Die Rissoiden haben einfache Deckellappen, *Lacuna* trägt jederseits ein grosses Tentakel daran (IV, 6, 7). ebenso *Hydrobia* gelegentlich nach Henking (1241). Bei den Rissoen

Digitized by Google

sind es ein bis drei Fadenanhänge (IV, 1, 2), und auch bei Pyramidelliden kommt jederseits ein kleiner Anhang vor.

Thiele schwankt, ob die Endzipfel am Fusse der Nassiden (s. o.) zum Fuss oder zum Epipodium zu rechnen seien. Man könnte zweifelhaft sein in dem Falle, wo sie seitlich etwas vor der Spitze ansitzen (s. o.).

Pseudepipodien.

Die Paludiniden und Ampullarien haben jederseits Nackenlappen von verschiedener Länge und Ausbildung, die zum Theil völlig denen der Rhipidoglossen (Stomatiiden) gleichen, da sie oben offene Rinnen und Siphonen bilden. Sie wurden bis vor kurzem allgemein zu den Epipodialgebilden gerechnet, bis Bouvier durch die Untersuchung des Nervensystems zeigte, dass sie zum Mantel gehören (s. u.).

Hautsculptur.

Während im Allgemeinen die Hautoberfläche glatt ist und nur infolge von Muskelcontractionen zeitweilig sich runzelt, lassen sich einige Ausnahmen anführen. Constante Längsfurchen auf der Sohlenfläche, am reichsten bei *Janthina*, sind erwähnt. Das Epipodium von *Haliotis* hat nicht nur verzweigte (respiratorische) Warzen und Tentakel (s. o.), sondern die letzteren sind über und über mit Cirrhen besetzt, welche nach der Spitze hin an Länge continuirlich zunehmen. Die gleiche zottige Beschaffenheit zeigen die Kopftentakel. Aehnliches finden wir an den Kopf- und Epipodialfühlern mancher Trochiden, bei *Scissurella* (I, 16, 17), *Gena* (II, 1) und anderen Rhipidoglossen. Bei *Haliotis* sind nach Thiele (197, III) die Fortsätze und Cirrhen sämmtlich auf Papillen zurückzuführen, welche am Kopf und den Körperseiten die Haut bedecken, scharf umgrenzt von pigmentirten Furchen, die am Kopf quer und auf der Kopffalte senkrecht dazu gerichtet sind, ohne noch Papillen zu bilden. Aehnliche Runzelung findet sich auch nach Dall bei *Pleurotomaria* und nach Thiele bei *Littorina*, nach ersterem sind auch bei der Tiefsee-Volutide *Scaphella* die Seiten körnig (367).

Solche Sculptur-Reste finden sich also entweder bei alterthümlichen oder (und) Tiefseeformen, oder an der obersten Grenze des Gezeitengürtels. In letzterer Hinsicht fällt die Parallele mit einem *Acanthochiton spinosus* Brug. auf (Bd. I). Es liegt wohl nahe, in der ersten Erwerbung eine Anpassung an die Luft zu vermuthen, worauf dann die alterthümlichsten Formen die Bildung bewahrt und durch einen Functionswechsel zu Hautathmungs- und Tastorganen weiter entwickelt hätten.

Warzige Erhabenheiten in der Haut der Heteropoden haben die Bedeutung, durch Einlagerung von Chondroidgewebe dem gallertig erweiterten Integument Festigkeit zu verleihen.

4) Der Mantel.

Nachdem die Pseudepipodien dem Mantel zugewiesen sind, macht dessen Definition wenig Schwierigkeiten mehr: Der Mantel ist die

Digitized by Google

Hautduplicatur, welche rings die Schale umgiebt und sie bildet.

Von Nachbartheilen hat man dazu zu rechnen, was etwa von denselben Ganglien und Nerven aus versorgt wird.

Der Mantel lässt sich wenig mehr nachweisen bei *Titiscania* und *Entocolax*, gar nicht bei der erwachsenen *Entoconcha*.

Hinzuweisen ist nochmals auf die Gleichgültigkeit, mit welcher die Begriffe Mantelrand und Mantel verwechselt werden. Der Mantelrand ist die Duplicatur, zum Mantel gehört wohl eigentlich noch die ganze Epithelfläche des Rückens, welche unter der Schale liegt. Doch kommt diese nur wenig in Betracht, und es genügt, die Randverdickung und die Decke der Kiemenhöhle im Auge zu behalten.

Eine Unklarheit allerdings ist noch zu betonen. Wir wissen nicht, ob das Operculum eine Mantelabscheidung ist oder nicht. Ich habe mich gelegentlich dafür ausgesprochen, ebenso nachher Thiele; Garstang ist neuerdings dagegen aufgetreten, dass man den Deckel auf die letzte Schulpe der Chitoniden bezieht. Wenn man Thiele's Eintheilung des Gastropodenkörpers annimmt, dann könnte man etwa alles, was oberhalb der Epipodiallinie liegt, als Notaeum oder Notum bezeichnen und alle Sonderbildungen dieses Rückentheils dem Mantel zurechnen. Eine absolut sichere Grenze giebt es wiederum nicht bei der Verschwommenheit der Contouren. Das Einfachste bleibt es immerhin, dass man den Deckel an die Schale angliedert.

Lässt man zunächst das Operculum bei Seite, dann hat man zwei Theile zu unterscheiden, den Mantelrand und die Mantelhöhle oder das Trachelom (49), bez. die darin gelegenen Organe.

α. Der Mantelrand.

Derselbe stellt die Duplicatur dar, zusammt allen den Falten, welche ausserhalb derselben liegen, Pseudepipodien u. dergl. Die Entscheidung, wieweit sein Areal reicht, liegt beim Nervensystem.

Die Hautduplicatur, welche rings um den Rücken zieht und, normaler Weise hinten verschmälert, unter dem Rande der Schalenmündung liegt, erleidet mannigfache Abweichungen, theils durch spaltenförmige Ausschnitte, theils durch Erweiterungen, welche bald als rinnenförmiger Sipho eine localisirte Ausbuchtung an der linken Seite der Mantelhöhle, hinter dem Kopfe, darstellen, bald als flächenhafte Verbreiterungen sich über den Schalenrand weg auf die Schale hinaufschlagen.

Einen einfachen, fortlaufenden Mantelrand als eine wulstförmige Verdickung finden wir bei den Docoglossen, unter den Rhipidoglossen bei den Hydrocaeniden, Neritiden, Turbiniden, Delphinuliden, Stomatiiden, vielen Trochiden und manchen Fissurelliden. Bei den Monotocardien wiegt diese Form vor, namentlich bei allen Holostomen, wie man danach den grösseren Theil der Taenioglossen genannt hat.

Digitized by Google

Spaltförmige Mantelausschnitte sind am häufigsten bei den Rhipidoglossen, sie werden zur Ausnahme bei den Monotocardien, von denen namentlich die Vermetiden zu nennen sind. *Tenagodes* (*Siliquaria*) unterscheidet sich von *Vermetus* hauptsächlich durch den tiefen Schalen- und Mantelschlitz. Nach Lacaze-Duthiers und Jhering kommt ein Mantelausschnitt den Weibchen von *Vermetus* zu als secundärer Sexualcharakter, den Männchen nicht. Schwächer ist er bei *Pleurotoma*.

Umgekehrt sind flächenförmige Mantelerweiterungen unter den Monotocardien häufiger als unter den Diotocardien.

Siphonenbildung, soweit sie nicht auf Pro- und Epipodien beruht (s. o.), fehlt fast ganz unter den Doco- und Rhipidoglossen, sie ist dagegen charakteristisch für sehr viele, wohl die meisten Monotocardien, bei denen sie mit einer vollkommneren Differenzirung Hand in Hand geht. Ray Lankester begründet darauf die Eintheilung derselben in *Holochlamyda* und *Siphonochlamyda*, neben den *Pneumochlamyda* (*Cyclostoma*).

Die Mantelausschnitte der Rhipidoglossen.

Die Pleurotomariiden (XIII, 1) und Haliotiden haben einen tief gespaltenen Mantel mit parallelen Schlitzrändern. Bei den Fissurelliden führt der Spalt ursprünglich bis zur Mitte der napfförmigen Schale, nach Maassgabe der Ontogenie. Die Ränder sind dann aber von vorn her so weit wieder miteinander verwachsen, dass bloss noch ein oberes Loch bleibt, aus welchem das Athemwasser und die Excremente austreten. Der Mantel bildet um die Oeffnung eine kurze Ringfalte, deren gefranste Ränder aus dem Loch in der Schale herausragen. Bei *Macroschisma* ist das Schalenloch längsoval und nach vorn spitz ausgezogen, der Mantelrand bildet eine unten offene Rinne, welche schräg nach hinten und oben aus dem Loch heraussieht, sodass die Auswurfsstoffe gerade nach hinten ausgestossen werden. Bei *Rimula* ist das Loch weiter nach vorn gerückt und liegt zwischen der Spitze und dem vorderen Mantelrande. Bei *Emarginula* ist die Mantelfalte vorn gespalten. Im Leben legen sich aber die Ränder dieser Falte so zusammen, dass sie einen kurzen Sipho bilden, der aus dem Schalenspalt heraussieht. Bei *Subemarginula* ist der Mantel ganzrandig, und bei *Scutum* oder *Parmophorus* treten an die Stelle des Ausschnittes umgekehrt flächenförmige Ausbreitungen (s. u.).

Flächenförmige Erweiterungen des Mantels.

Solche fehlen bei allen Docoglossen.

Rhipidoglossen: Bei den Proserpiniden schlägt sich ein Lappen auf die Schale zurück; bei *Umbonium* wird ein grosser, oblonger Mantellappen gegen die Basis der Schale gestützt, da wo die Spindel ihre Verdickung hat. Unter den Fissurelliden hat der Mantelrand bei *Macroschisma* hinten eine starke Erweiterung, welche sich indess nicht auf die Schale hinaufschlägt; bei *Parmophorus* aber legen sich seitliche Verbreiterungen über den grösseren Theil der Schale, und bei *Fissurellidea*

Digitized by Google

bedecken sie dieselbe fast ganz, sodass nur um das Loch der Spitze ein freier Rand bleibt. Bei *Parmophorus* ist die Sache nach Pelseneer (1276) dadurch complicirt, dass hinter der verkürzten Schale der Mantel noch eine weite Tasche bildet, welche mit dem vorderen Raume unter der Schale durch eine engere Spalte communicirt (Fig. 21). Beide Taschen, rings geschlossen, haben natürlich kein Lumen, sondern die Wände legen sich aneinander wie bei jeder serösen Höhle.

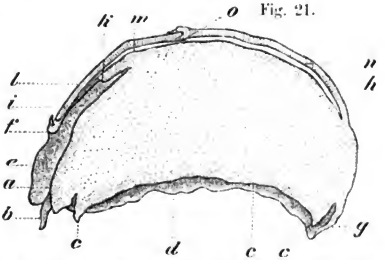


Fig. 21.

Sagittaler Längsschnitt durch *Scutum*. *a* Schnauze. *b* Rechter Fühler. *c* Fuss. *d* Mantel; Rand der rechten Seite. *e* Vorderer, rechter Theil des Mantels; der Schlitz reicht bis *f*. *g* Hinterer Theil des Mantels. *h* Der auf den Rücken geschlagene Theil desselben. *i* Kiemenhöhle. *k* Anus. *l* Schale. *m* Theil der Schalentasche, der unter der Schale liegt. *n* Hinterer, leerer Theil der Schalentasche. *o* Enge Verbindung zwischen den beiden Abtheilungen der Schalentaschen. (Nach Pelseneer)

Monotocardien: Bei den Harpiden schlägt sich der Mantelrand am Spindelrand auf die Schale, bei den Marginelliden bedeckt er sie zum grossen Theil, bei *Persicula* sie fast einhüllend, bei *Pirula* ragen grosse Lappen von beiden Seiten weit herauf, bei den Cypraeen wird sie oft bis auf einen schmalen oberen Längsschlitz von allen Seiten her vom Mantel umfasst. Bei der Volutide *Zidona* greift der Mantel links auf die Schale. Die holostomen Taenioglossen will Fischer nach der freien, halb oder ganz bedeckten Schale eintheilen in Gymnocochliden, Pelto- und Cryptocochliden. Am stärksten wird die Umhüllung durch den rings wuchernden Mantelrand bei den Lamellariiden (VI). Nur wenig ragt er noch herüber bei *Velutina*, er bedeckt die Schale unvollkommen bei *Marsenina*, er hüllt sie völlig ein und verwächst über ihr bei *Lamellaria* und *Oncidiopsis*. Bei *Lamellaria* hat er vorn einen medianen Einschnitt über dem Kopfe, bei *Marsenina* einen schwächeren etwas schief links vom Kopf und einen zweiten am rechten Seitenrande in der Mitte. Dabei wird er derb warzig, beinahe in sechseckige Felder getheilt bei der Untergattung *Chelyonotus*, und das Schildkrötenartige erreicht durch vier plumpe, geringelte, beinartige Fortsätze sein Maximum bei *Ch. Semperi*.

Eine eigenartige Umbildung zeigt nach Haller (1410, III) der linke Mantelrand von *Crepidula* (VI, 18); er ist eine starke, wulstförmige Verdickung (*m r*), die im Innern aus cavernösem Bindegewebe besteht und daher durch Blut geschwellt werden kann. Die physiologische Bedeutung ist nicht aufgeklärt.

Digitized by Google

Der Sipho.

Die röhren- und rinnenförmigen Mantelverlängerungen an dem Loche der Fissurelliden könnte man als Ausfuhrbildungen betrachten. Gewöhnlich versteht man jedoch unter Sipho nur eine rinnenförmige Verlängerung des vorderen linken Mantelrandes zur Einfuhr des Athemwassers, welche an der Unterseite die Concavität hat. Während der Sipho zumeist als offene Rinne getragen wird, legen sich bei höherer Ausbildung seine Ränder im Leben fest an- und übereinander und bilden ein wirkliches Rohr. Ein solches findet sich nur bei Monotocardien, die man danach ohne weitere Berechtigung in Siphoniaten und Asiphoniaten getheilt hat.

Bei den Eulimiden und Pyramidelliden (Gymnoglossen) bildet sich eine schwache Siphonalfalte.

Einen ächten langen Sipho haben alle Toxoglossen. Er wechselt an Länge, ist aber stets vorhanden bei den Rhachiglossen, lang ist er bei Olividen, Bucciniden, Nassiden, kurz bei Fasciolariiden, Turbinelliden. Die Volutiden sind dadurch ausgezeichnet, dass sich rechts und links von ihm ein länglicher, lanzettlicher oder cylindrischer Anhang findet; im Allgemeinen gleich, werden sie bei *Volutolyria* und *Lyria* verschieden an Länge. Während der Sipho meist über die Schale zurückgeschlagen wird, werden die Anhänge nach vorn über den Kopf gekrümmt. Unter den Taenioglossen haben die Doliiden einen sehr langen Sipho, nächstdem die Cassiden. Kurz ist er bei Tritoniden, Struthiolariiden, Cerithiiden, Oocorys, bei den Cypraeiden ragt er meist noch sichtbar hervor und wird bei Erato noch ziemlich lang, sehr kurz ist er bei Strombiden und Planaxiden.

In manchen Familien schwankt die Länge des Siphos, etwas bei den Cerithidien, viel stärker bei den verwandten Melaniiden, von denen einige Melania-Arten, sowie die Gattungen *Melanopsis* und namentlich *Tiphobia* aus dem Tanyanyika im Gegensatz zu den übrigen einen Sipho haben (1363). Die Verhältnisse sind freilich bisher zumeist nur an den Schalen studirt.

Die Nackensiphonen der Paludinen und Ampullarien.

Die beiden potamophilen Familien sind durch Nackenlappen ausgezeichnet, die man früher als Epipodialgebilde auffasste und die ich demnach oben als Pseudepipodien kurz anführte. Sie hängen mit dem eigentlichen Mantelrande gar nicht zusammen und unterscheiden sich noch dadurch wesentlich von den ächten Siphonen, dass die Rinne, welche sie erzeugen, oben offen ist statt unten. Bei *Paludina* entsteht namentlich rechts ein Canal. Bei *Melantho* ist die Bildung schwach, sodass keine Rinne zu Stande kommt. Bei *Lioplax* dagegen ist sie schmal und reicht unter dem Kopfe hinüber bis fast zur Basis des linken Fühlers.

Bei Ampullarien wird umgekehrt der linke Lappen zu einer scharf umschriebenen Rinne verlängert. Der Sipho dehnt sich oft gewaltig aus

Digitized by Google

bei den neotropischen Formen, während er bei den altweltlichen rudimentär wird.

Fühler- und fadenartige Anhänge des Mantelrandes.

Hierher kann man die erwähnten Fortsätze neben dem Sipho der Voluten zählen. *Valvata* hat rechts vorn eine Art Fühler, der wie ein Horn emporragt, ebenso *Rissoa*. Unter den Capuliden hat *Amathina* hinten einen ähnlichen Fortsatz nach Fischer (die Abbildung von *Amathina tricostata* Gmel. in Tryon, Bd. 8, pl. 40, Fig. 89 zeigt keinen).

Ein ähnlicher hinterer Fühler findet sich bei Strombiden (VIII, 2). bei *Terebellum* legt er sich in den Nahtcanal. Während aber bei *Strombus* das fingerartige Gebilde oft noch ein wenig vom äussersten Mantelcontour entfernt ist, läuft das hintere Mantelende bei den Oliven in eine lange Geissel aus, welche sich in einen die Nahtlinie entlang ziehenden Canal hineinlegt, bei *Olivancillaria* verbreitert sie sich schliesslich noch. Unbekannt ist's wohl noch, ob der Fortsatz hohl ist, wie ein ähnlicher bei *Actaeon* unter den Opithobranchien.

Dieselben Oliven (XII, 8) haben noch einen anderen Anhang am Vorderende, unmittelbar hinter dem Sipho, so dass dieser im Grunde auch nicht vom äussersten Contour des Mantelrandes erzeugt wird. Der Fortsatz sieht etwa aus wie das untere verbreiterte, zungenförmige, oben zugespitzte Blatt einer Zwiebel, er umfasst die Basis des Siphos von hinten her.

Die Bedeutung dieser Anhänge ist noch ganz unklar, über eine Beziehung zur Schalenbildung s. u.

Ausser solchen localisirten Fortsätzen finden sich noch allerlei Reliefbildungen, die mehr oder weniger den ganzen Mantelrand betreffen, bald als einfache Papillen, Zacken und Fransen, bald als fleischige, einfache oder verzweigte Tentakel.

Die warzige Beschaffenheit des Mantels vieler Lamellariiden ist oben erwähnt.

Einen rings papillösen Mantelrand haben die Hipponychiden, sehr gefranst die Capuliden, Turritelliden, zierlich languettiert die Solariiden und die meisten Melaniiden. Bei den Cerithien sind bisweilen die Ränder des Siphos ausgezackt, ähnlich bei vielen Cypraeiden. Deren verbreiterter Mantelrand ist am stärksten besetzt mit einer Masse von Fühlern, in der ganzen Abstufung vom fleischigen Höcker bis zum fingerförmigen, keuligen oder gespaltenen Tentakel. Bei *Xenophorus* (XVI, 14) trägt er einen Besatz von kleinen Knötchen (1338). Unter den Rachiglossen hat wenigstens noch *Persicula* von den Harpiden einen tuberculösen Rand. Sonst wird er bei den höheren Formen glatt.

Unter den Rhipidoglossen haben Neritiniden und Neritopsiden oft ausgezackte Mantelränder. Mannigfach unregelmässige Papillen tragen am Mantelrande ringsum die Fissurelliden. *Macroschisma* hat fingerförmige Fortsätze, welche sich an die Schale legen; namentlich ist aber

Digitized by Google

oft der Rand des Ausfuhrsiphos gezackt und gefranst und demgemäss mit feinerem Gefühl versehen; wie aber dieser Sipho den Rest eines Mantelspaltes darstellt, so sind bei *Haliotis* die Ränder des Schlitzes mit Tentakeln versehen, welche aus den Löchern der Schale herausragen, während *Pleurotomaria* dicht gefranste Schlitzränder hat.

Von den Docoglossen endlich haben die Patellen einen papillösen Mantelrand, von *Nacella* beschreibt Haller zahlreiche Fühler von verschiedener Grösse, welche etwas nach innen vom eigentlichen Rande stehen.

Von einer feinen Furche, die etwa am äussersten Mantelcontour entlang zieht, soll erst bei Besprechung der Schalenbildung die Rede sein.

Die Kranzkiemen der Docoglossen.

Hierher namentlich Arbeiten von R. Lankester, Dall, Haller, Thiele, Plate.

Unter dem Mantel, an der Grenze zwischen Mantelrand und Fuss, zieht sich bei den meisten Docoglossen (I, 1) eine Reihe kleiner, dreieckiger Kiemenblättchen hin, deren Bedeutung lange strittig war. Wenn sie die systematische Bezeichnung *„Cyclobranchia"* veranlasst haben, so blieb doch die morphologische Natur der Rand- oder Kranzkieme durchaus zweifelhaft. Man wusste nicht, ob man sie als Epipodium zum Fuss oder als Kieme zum Mantel zu rechnen habe, und unter der letzteren Annahme blieb es wiederum unklar, ob die Blättchenreihe als die eine aus der Kiemenhöhle herausgetretene ächte Kieme aufzufassen sei. Für diese Interpretation scheinen die Acmaeiden oder Tecturiden zu sprechen, welche noch eine solche Kieme besitzen (s. u.) und daher als Trachelobranchien von Fischer den Cyclobranchien (Patelliden) und Abranchien (Lepetiden) gegenübergestellt werden. Die Untersuchungen des Nervensystems haben ergeben, dass die Kranzkieme eine Erwerbung sui generis ist, die zum Mantel gehört, eine Anpassung an das Felsenleben, welches bei abgeflachter Schale den Wasserzutritt zur Mantelhöhle erschwert oder unmöglich macht. Ihre Ausbildung steht im Grossen und Ganzen im umgekehrten Verhältniss zu der der Nackenkieme in der Mantelhöhle.

Unter den Tecturiden oder Acmaeiden hat *Acmaea* selbst noch keine Kranzkieme*) (1411). Bei *Lottia* tritt ein Ringcanal**) auf, nach innen vom derben drüsig-musculösen Mantelrande. Bei manchen Arten *(Lottia viridula)* finden sich in ziemlich grossen Abständen ventrale

*) Thiele fasst die Sache umgekehrt auf (70). Nach ihm ist die entwickelte Kranzkieme unter den Docoglossen ursprünglich vorhanden; schwächere Ausbildung und völliger Mangel beruhen auf Rückbildung infolge der Entstehung einer Nackenkieme.

**) Als ersten Anfang und Vorläufer des Ringcanals betrachtet Haller ein Capillarnetz, das bei *Scutellina* an gleicher Stelle ringsherum läuft. Doch entstehen hier Schwierigkeiten. *Scutellina* wird zwar von Fischer und neuerdings (1411) von Haller zu den Docoglossen gestellt, von Dall jedoch (367) und von Thiele (70) zu den Rhipidoglossen, worin ich Letzteren folgen zu sollen glaube. Wahrscheinlich vermuthet Thiele mit Recht, dass Haller's *Scutellina galatea* auf einer falschen Bestimmung beruht.

Digitized by Google

Ausbuchtungen, niedrig und von verschiedener Breite (XIII, 5, 6). Bei *Scurria* (Sc. scurra) treten diese Blätter stärker hervor und rücken näher zusammen, so dass gelegentlich zwei noch an der Basis vereinigt sind, als Zeichen des Hervorsprossens eines neuen Blattes während des Wachsthums; auch kann noch ein äusserer Anhang als „secundäre Kieme" (1411) hinzutreten (XIV, 1). Unter den ächten Cyclobranchien sollen die Nacelliformen nach Haller einfachere Kiemenblättchen haben, als die Patelliformen; auch sollen die Blätter bei *Nacella* über dem Nacken kürzer sein als an den übrigen Stellen. Doch tritt Haller der Angabe Dall's (1210), dass — bei *Helcion* und *Helcioniscus* — die Reihe vorn wie bei *Lottia* unterbrochen sei, entgegen. Die Blättchen stehen dicht gedrängt, wie die Blätter eines Buches (XIII, 7). Bei *Nacella* und manchen Patellen sind sie oval, an der Basis eingeschnürt und insofern unregelmässig, als der mediale Rand weiter herumgreift als der äussere mit der Kiemenarterie (XIII, 9). Bei anderen Patella-Arten verbreitert sich die Basis, während die Höhe abnimmt. Dabei kann der innere venöse Rand sich verlängern, so dass er den kurzen arteriellen nach aussen drängt und etwas einbuchtet (XIII, 10). Die unregelmässigsten Blättchen mit ziemlich wechselnden Contouren und wohl auch verdoppeltem oder gespaltenem arteriellen Rande zeigt *Ancistromesus*.

β. Die Mantelhöhle.

Historisches. Nach den älteren Arbeiten von Cuvier, Poli, delle Chiaje, Quoy und Gaimard etc. sind hier besonders zu nennen H. Milne-Edwards, der ja die Prosobranchien aufstellte, Williams, welcher die Respirationsorgane der Evertebraten eingehender untersuchte, Leydig (1434), Lacaze-Duthiers, von Jhering, Spengel, Haller, Bouvier, Pelseneer, Garnault, Osborn (160)*), R. Perrier, Boutan und in erster Linie Bernard.

Die Rinne zwischen Mantelrand und Fuss erweitert sich vorn durch Vertiefung unter die Schale zur Mantelhöhle, welche Jhering als Trachelom bezeichnet (49). Sie fehlt nur da, wo der Mantel sich rückgebildet hat, bei einigen Schmarotzern, sie wird rudimentär bei nackten Heteropoden.

Sie klafft stets vorn weit über den Nacken herüber, so dass das Lumen nach hinten nicht weiter ist als in der Oeffnung. Ihre Tiefe richtet sich nach der Ausbildung der in ihr liegenden Organe, namentlich nach der der Kiemen.

Die Organe, welche wir in der Höhle finden, sind:
die Kieme oder das Ctenidium,
das Geruchsorgan oder Osphradium,

*) Dazu Osborn, Osphradium in *Crepidula*. Zool. Anz. X, 1887, pag. 110.

Digitized by Google

die Oeffnungen des Darmes, oft mit frei vorspringendem Enddarm, des Geschlechtsganges, so weit er auf einfacher Stufe nicht in die Niere mündet und auf höherer nicht nach einem verlagerten Penis sich fortsetzt, sowie der Nieren oder Nephridien,

die Wände des Nephridiums und Pericards, die oft in die Wand der Mantelhöhle hineinrücken, worauf ich erst bei der Besprechung dieser Organe komme,

die Hypobranchialdrüse (Schleim-, Purpurdrüse), als ein drüsig umgewandeltes Epithel.

Alle diese Organe sind an der Decke angebracht. Der Boden stellt die einfache Verlängerung des Nackens nach hinten dar; bisweilen ist er durch besonderes Relief, das in Leisten oder Rinnen besteht, ausgezeichnet.

Die Organe an der Decke werden jetzt allgemein als circumanale Organe oder als Pallialcomplex zusammengefasst, wobei man höchstens die Hypobranchialdrüse weglässt. Sie sind es, deren Verschiebung nach der Seite und vorn die Asymmetrie oder Anisopleurie der Gastropoden bewirkt, wie oben auseinandergesetzt.

Anordnung und Form der in der Mantelhöhle gelegenen Organe.

Rhipidoglossen.

Bei ihnen findet sich ein beträchtlicher Reichthum und eine mannigfache Abstufung der Variationen.

Kiemen.

Die normalsten Verhältnisse zeigen die Fissurelliden, infolge der vollständigen Ausrichtung der Mantelhöhle nach vorn. Oben in der mässig tiefen Höhle, in der Mittellinie unter dem Loch in Mantel und Schale liegt bei *Fissurella* auf kurzem Analrohre der After, dicht daneben der rechte und linke Nephridialporus und ebenso symmetrisch die beiden Kiemen (Fig. 22). Eine besondere Geschlechtsöffnung fehlt, da die Gonade durch die Niere sich entleert. Am unmittelbarsten schliesst sich hier Pleurotomaria an, nach der älteren Untersuchung von Dall und der neuesten von Bouvier und Fischer.

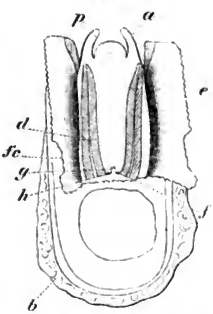
Die Kiemen sind gefiedert oder doppelt gekämmt. Einer schlank dreieckigen Rhachis (Stützlamelle, Stützblatt, Axe) sitzen beiderseits die Kiemenblättchen*) an, die wiederum gefältelt sein können. Bei *Puncturella* und *Cemoria* ist die Rhachis nur auf eine kurze Strecke an der Decke der Athemhöhle angewachsen, länger schon bei *Fissurella*. Die Kiemen ragen also bei diesen Thieren mit langem, freiem Theil von

*) Ich möchte den Ausdruck „Kiemenblättchen" festhalten für Kiemenblätter, zur sicheren sprachlichen Unterscheidung von den Kiemenblättern der Lamellibranchien.

Digitized by Google

hinten her in die Mantelhöhle hinein, so zwar, dass die Rhachis ein niedriges, stumpfwinkliges Dreieck bildet; dessen kürzeste Seite ist am Mantel befestigt, die längste sieht frei nach unten; sie enthält die Kiemenvene oder das Vas efferens, während die andere freie Seite des Dreiecks (nebst der befestigten) die Kiemenarterie oder das Vas afferens einschliesst. Näheres s. u.

Fig. 22.



Fissurella, ohne Schale. Der Mantel ist der Länge nach aufgeschnitten und nach beiden Seiten zurückgebogen. *a* Tentakel. *b* Fuss. *d* Linke Kieme. *e* Zurückgeschlagener Mantel. *f* Mündung der rechten Niere. *fc* Contour des Mantellochs. *g* Anus. *h* Mündung der linken Niere. *p* Schnauze. (Nach R. Lankester.)

Bei Haliotis ist der Grund der Kiemenhöhle durch den grossen Schalenmuskel eingeengt und nach links verschoben. Der Enddarm verläuft, an einer Mantelfalte befestigt, sonst frei ins Lumen hereinragend, ziemlich weit nach vorn, so dass der After eine beträchtliche Strecke weit vom Hintergrunde der Höhle entfernt ist. Rechts und links vom Rectum ziehen die Kiemen, von denen die linke etwas grösser ist als die rechte, nach vorn. Beide sind in grösserer Länge am Mantel angewachsen und nur noch mit kürzerer Spitze frei (XIII, 11). Das proximale Ende erkennt man am besten in der Figur (XIII, 12). In der Nähe dieser Kiemenbasen, im oberen und hinteren Grunde der Mantelhöhle, liegen die beiden Nierenporen.

Nach Watson hat auch *Cocculina* zwei Kiemen.

Auf den weiteren Stufen schwindet nun die rechte Kieme, wobei die Trochiden im Allgemeinen als Uebergangsform aufgefasst werden. Die Stomatellen haben ganz die linke Kieme der Haliotiden. Bei niederen Trochiden kommt vielleicht noch ein Rest der rechten vor, nach Jhering bei *Livona pica* (197, III), zum Mindesten ist nach Thiele bei *Gibbula cineraria* ein gesonderter Rest der rechten Kiemenvene in einer kleinen Falte ganz am rechten Rande der Mantelhöhle erhalten, und der bedingt die Persistenz der, wenn auch reducirten, so doch vorhandenen rechten Vorkammer (s. u.). Haller beschreibt (1409, S. 28) bei *Turbo* ein dem Gefässbaum der Pulmonatenlunge äusserlich vergleichbares Faltennetz, welches er als Rudiment der rechten Kieme betrachtet. Es liegt dem langen Enddarme rechts fest an und besteht aus einer langen mittleren Falte, parallel zum Enddarm, der beiderseits die Falten des Netzes anliegen. Mit der Verkümmerung der rechten Kieme rückt der am Mantel hinlaufende Enddarm mehr nach rechts, am weitesten bei den Neritiden.

Von wesentlichster Bedeutung für die weitere Ableitung ist der Umstand, dass von der bleibenden linken Kieme der freie Rand der Rhachis mit dem Vas efferens von hinten her sich allmählich an die

Digitized by Google

Mantelfläche legt und mit dieser verwächst. Die Spitze der Kieme ist also frei, nach hinten aber wird der Raum der Mantelhöhle in zwei Räume zerlegt, einen grösseren unteren und kleineren oberen, und zwar durch ein Septum, welches nichts anderes ist als die angewachsene Rhachis. Das Septum trägt auf beiden Seiten Kiemenblättchen, die oberen oder äusseren, die in dem kleineren Raum stecken, sind natürlich von der Kiemenhöhle aus nicht sichtbar, sondern die Kieme scheint von hier aus nur eine Reihe Kiemenblättchen zu tragen. Allmählich verschwinden die oberen Blättchen im engeren Raume in der That von hinten her, die Rhachis legt sich in ganzer Fläche dem Mantel an und verschmilzt mit ihm, und wir haben die nur einseitig gefiederte Kieme der höheren Formen. Doch scheint es an sicheren Feststellungen, inwieweit ein solcher Zustand bei Rhipidoglossen (etwa Turbiniden, Phasianellen, Delphinuliden) bereits erreicht wird, noch zu fehlen. Bei *Phasianella* soll die Scheidewand einen relativ grossen Raum abgliedern (1303); doch scheint Bouvier das Septum nur unsicher auf die Kiemenrhachis zu beziehen. Das freie Ende der Kieme der Neritaceen, ungefähr so lang als bei *Haliotis*, ist noch gefiedert, der angewachsene Theil einfach gekämmt.

Während bei Trochiden und Turbiniden noch zwei Nierenöffnungen auf Papillen im Grunde der Mantelhöhle zu beiden Seiten des Rectums liegen, hat *Neritina*, wo der Enddarm rechts weit nach vorn zieht und der After nahe am Rande der Mantelhöhlenöffnung zu finden ist, nur noch einen Nierenporus, links von der Basis ganz oben im Grunde der Mantelhöhle, worauf wir bei den Genitalorganen zurückkommen müssen.

Bei *Titiscania* (1069) entspringt die Kieme, welche aus der Mantelhöhle herausgestreckt werden kann, links hinten als ein flaches, lanzettliches Blatt, das oben und unten je 35—40 Blättchen trägt.

Gestalt der Kiemenblättchen: Für *Cemoria* giebt Haller (1409) eine sehr hohe, freie Rhachis an, welcher die Kiemenblättchen beiderseits am Grunde angewachsen sind (XIII, 8). Das innere Blättchen *(bl')* ist stets viel höher als das äussere. Jedes äussere Blättchen trägt bei dieser Form noch eine lange Geissel (Fig. 23 *a*), deren Bedeutung unklar ist. Bei *Fissurella* (Fig. 23 *b*) ist das Verhältniss dasselbe, doch sind die Blätter mehr abgerundet und ohne Geissel. Bei *Haliotis* (Fig. 23 *c*) sind sie zugespitzt, beiderseits gleich und sitzen in ganzer Höhe der Rhachis an. Bei den Trochiden (Fig. 23 *d*) ist das innere Blatt wieder zugespitzt, das äussere abgerundet. Am freien Ende der Neriten sind beide Blättchen gerundet und niedrig (Fig. 23 *e*).

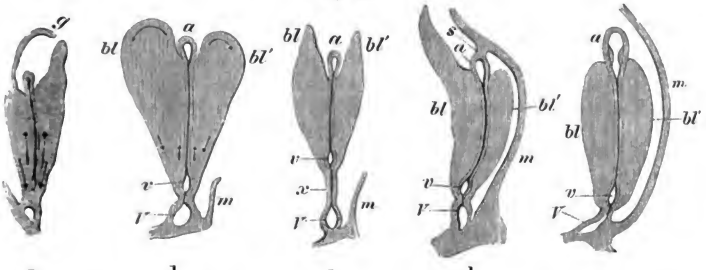
Das Osphradium.

Das Gebilde, welches noch in früherer Zeit, so noch von Jhering und später von Wegmann (1497) für eine zweite, mehr oder weniger rudimentäre Kieme gehalten wurde, trotz Spengel's anderer Auffassung, wird neuerdings allgemein als Sinneswerkzeug betrachtet. Bei *Fissurella* ist noch kein Spengel'sches oder Geruchs-

Digitized by Google

organ differenzirt, beide Ränder der Kiemenaxe sind nervös, doch ohne localisirte Ausprägung (s. u.). Bei *Haliotis* sind es zwei gesonderte Streifen umgebildeten Epithels, welche dem freien, der Mantelhöhle zugekehrten Rande der Kiemenaxe mit dem Vas efferens entlang laufen. Aehnlich ist es bei den Trochiden, mit etwas geringerer Complication

Fig. 23.



Querschnitte durch Rhipidoglossenkiemen. *a* von *Cemoria (Puncturella) noachina*. *b* von *Fissurella crassa*. *c* von *Haliotis glabra*. *d* von *Trochus gibberosus* aus dem hinteren Abschnitt. *e* von *Nerita ornata*, mehr vom Vorderende. *a* Vas efferens mit arteriellem Blute. *bl* Inneres, *bl'* äusseres Kiemenblättchen. *g* Kiemengeissel. *m* Wand der Kiemenhöhle. *s* Septum. *V* Vas afferens, Kiemenarterie. *v* Kiemenblattarterie. *x* Verschmälerter Basaltheil der Rhachis. (Nach Haller.)

der Nerven (s. u.). Bei den Neritiden endlich liegt die eigentliche sensorielle Partie hinter der Kiemwand am Anfang der Rhachis, deren beide Ränder im Uebrigen kaum nervös sind. — In keinem Falle also hat sich ein besonderes Osphradium losgelöst und localisirt, welches dem unbewaffneten Auge auffiele.

Das subpalliale Sinnesorgan (Thiele).

Thiele hat noch ein Sinnesorgan entdeckt, das möglicherweise mit dem Osphradium verwandt ist. Er sagt von *Haliotis* (70): „Vom Hinterende des hohen Epithels, welches das eigentliche Kiemensinnesorgan darstellt und welches vom Kiemenganglion innervirt wird, geht ein Streifen eines zwar erheblich niedrigeren, aber deutlichen Sinnesepithels aus, das vorn um den Fussretractor herumbiegt und sich aussen und innen von diesem eine Strecke nach hinten fortsetzt, aussen dicht unter dem schmalen Mantelrande. Innerhalb von diesem Sinnesstreifen liegt der vom Pleuralganglion entspringende Mantelnerv, der jedenfalls das sensible Epithel innervirt. Aehnlich verhält es sich auf der rechten Seite. Bei *Emarginula elongata* Costa sind diese Sinnesstreifen nur schwach ausgebildet.“ Bei *Gibbula cineraria* findet er (197, III) unterhalb des Gefässes, welches den Rest der rechten Kieme darstellt (s. o.),

Digitized by Google

eine Reihe kleiner Sinneshügel, etwa zehn, die wahrscheinlich diesem Subpallialorgan entsprechen, da sie jedenfalls von dem Mantelnerven versorgt werden, der vom rechten Pleuralganglion entspringt (s. u.).

Die Hautdrüsen der Mantelhöhle (Hypobranchialdrüse und Verwandtes).

Seit Langem sind drüsige Epithelien in der Mantelhöhle der Prosobranchien bekannt, von Lacaze-Duthiers als Purpurdrüse beschrieben, oft als Schleimdrüse, neuerdings von Haller u. a. als Hypobranchialdrüse bezeichnet. Diese Drüse nimmt im Allgemeinen die Mantelfläche zwischen Kieme und Enddarm ein (ursprünglich wohl in noch grösserer Breite) und ist im Hintergrunde der Höhle stärker entwickelt als weiter nach vorn, in der Form von allerlei Falten. Genauere Einsichtnahme von Seiten Wegmann's, Thiele's (197, III) lässt aber mancherlei verschiedene Umbildungen des Epithels zu drüsigen Flächen und Streifen erkennen, ohne dass es recht angezeigt erschiene, bestimmte Kategorien unter festen Namen zusammenzufassen. Denn in erster Linie ist die physiologische Bedeutung der verschiedenen drüsigen Regionen nicht hinreichend aufgeklärt. Wenn wir einerseits eine regelrechte Abfuhr von Schleim beobachten, welche wohl den Fäces eine bestimmte Richtung giebt und die Verunreinigung des Athemwassers verhindert, so kommen andererseits farbige Secrete und vielleicht auch Hilfsmittel für Ei- und Laichbildung in Frage. Am besten theilt man wohl die Bildungen ein in die Hypobranchialdrüse und in Drüsen von unbestimmter Bedeutung.

Die Hypobranchialdrüse.

Unter den Fissurelliden, denen Boutan das Organ abspricht, hat *Cemoria* im weiblichen Geschlecht dasselbe ausserordentlich entwickelt (1411, S. 95), jederseits vom Enddarm oberhalb der Kiemen „sackförmige, mit einer weiten, nach vorne zu gerichteten Mündung versehene Gebilde. Die Eier müssen bei der Ablage unbedingt in sie hineingerathen, um hier die nöthige Umhüllung zu erhalten. Sie sind bei dem männlichen Thiere im reducirten Zustande auch vorhanden." Bei *Emarginula* (XIV, 4), wo die Kieme auf eine längere Strecke mit dem Mantel verwachsen ist, wird dadurch die Drüse jederseits halbiert, so dass links wie rechts jederseits von der Kieme eine von drüsigem Epithel bekleidete Tasche entsteht (197, III). „Die dem Enddarm zunächst gelegene erstreckt sich nicht so weit nach hinten wie die seitliche Tasche." Hier geht ausserdem noch ein anderer Drüsenstreifen mit in die Hypobranchialdrüse ein (s. u.).

Bei *Haliotis* (XIII, 11, 12) ist eine paarige Drüse vorhanden, jederseits vom Enddarm (1346); die rechte, welche Haller leugnet (1411), ist etwas kleiner, (197, III). Die Drüse liegt jederseits vom Enddarm und besteht aus hohen, längsgestreckten Epithelwülsten, welche vorn ihre grösste Ausbildung erreichen.

Digitized by Google

Eigenthümlich verhalten sich die Stomatelliden (1396, pg. 373). *Gena nigra* hat keine Hypobranchialdrüse. Bei *Stomatella annulata* dagegen ist sie wohl entwickelt, liegt aber nicht zwischen der einzigen linken Kieme und dem Enddarm, sondern rechts von letzterem. Die Mantelhöhle ist vorn sehr weit, der Enddarm krümmt sich so, dass er vorn rechts ein weites Areal an der Decke freilässt, welches von der Drüse eingenommen wird, — ein Beweis, dass die verschiedenen Hypobranchialdrüsen nicht im strengen Sinne homolog sind, sondern lediglich auf einer physiologischen Forderung beruhen.

Bei den Trochiden, speciell bei *Trochus*, giebt Bernard drüsiges Epithel an den queren Mantelvenen zwischen Kieme und Rectum an (s. u.), nach Thiele findet sich die Drüse zu beiden Seiten des Rectums, ähnlich bei *Haliotis*, nur einfacher. Bei den Turbiniden liegt eine Drüse in Form längs gefalteten Epithels zwischen Kieme und Rectum (1346), eine schwächere rechts vom Enddarm (v. Jhering hielt sie für eine rudimentäre Kieme). Haller beschreibt die Drüse von *Turbo rugosus* (XIV, 5) als ein System von Längsfalten auf der linken Seite des Enddarms, auf der rechten zeichnet er ein kleineres Maschenwerk von Falten, das er ebenfalls als rudimentäre Kieme deutet (1407, Taf. IV, Fig. 10). Man könnte es wohl auch für eine Hypobranchialdrüse halten. Bei den Neritiden ist die Drüse nur schwach entwickelt, das Epithel ist fast überall flach, ausser am Mantelrande und neben der Insertion der Kieme.

Andere Drüsenepithelien der Mantelhöhle.

Da die Hypobranchialdrüsen nicht streng homolog sind, haben die anderen fraglichen Drüsenbildungen höchstens das Gemeinsame, dass sie noch weniger an die Stelle zwischen Kieme und Rectum gebunden sind; doch können sie gleichfalls auch mit dieser Drüse verschmelzen und zusammenhängen. Es sind etwa die folgenden, wie sie am meisten Thiele berücksichtigt (197, III).

Bei *Haliotis* liegt ein Streifen drüsigen Epithels auf dem freien Rande jeder Kiemenrhachis, über dem zuführenden Gefäss und den Hypobranchialdrüsen gegenüber. Bei *Emarginula*, welche den freien Rand der Rhachis auf eine längere Strecke mit dem Mantel verbindet (s. o.), verschmilzt dieser Drüsenstreifen mit der Hypobranchialdrüse. Vermuthlich gehört hierher eine gelbe, himbeerförmige Stelle an der Insertionsstelle der Kieme von *Fissurella*, welche Boutan beschrieben hat (1363, pg. 41). Unter den Trochiden giebt Thiele von *Gibbula cineraria* Drüsenstreifen an, welche ein in der Medianlinie des Mantels vom Rande nach hinten ziehendes Gefäss beiderseits begleiten. Der linke Streifen hört bald auf. Das Gefäss vereinigt sich mit dem Vas efferens der Kieme und zieht als gemeinsamer Blutraum weiter, rechts vom Drüsenstreifen begleitet. Neben dem Enddarm hört auch dieser auf, und von ihm getrennt setzt die Hypobranchialdrüse ein. Auf der rechten Seite vom Enddarm verläuft ein

Digitized by Google

ähnlicher Drüsenstreifen, der möglicherweise mit der rudimentären Kieme (s. o.) zusammenhängt.

Im Grossen und Ganzen sind also diese drüsigen Epithelien an die Nähe des zuführenden Kiemengefässes gebunden.

Docoglossen.

Die Docoglossen haben zu manchen noch nicht völlig gelösten Controversen Veranlassung gegeben. Der Grund liegt in der Anpassung an das Felsenleben in der Gezeitenzone, welches eine Verkümmerung der Mantelhöhle und der in ihr gelegenen Organe zur Folge hat, bei gleichzeitiger Uebernahme der Respiration durch den Mantelrand und die Ausbildung der Kranzkieme (s. o.). Ebenso macht gerade hier die unsichere Stellung einiger Formen Schwierigkeiten. Dall rechnet seine *Addisonia*, bez. Addisoniiden zu den Rhipidoglossen (367), Fischer (Manuel) zu den Taenioglossen, Thiele (Troschel, Gebiss) fraglich zu den Docoglossen.

Auf eine ähnliche Schwierigkeit bezüglich *Scutellina* ist oben schon hingewiesen.

Die Kieme (Ctenidium).

Ich habe schon oben angedeutet, dass die Ansichten darüber getheilt sind, ob die sogen. Nackenkieme, d. h. die Kieme am Mantel, bei den Docoglossen der typischen Prosobranchienkieme entspricht oder ob sie ein adaptives Ctenidium sei. Erstere Auffassung vertreten Dall und Haller, letztere Thiele. Von einem allgemeinen Gesichtspunkte aus, wonach im Thierreich ein einmal unterdrücktes Organ kaum wieder durch ein entsprechendes an derselben Stelle ersetzt wird, muss man wohl den Ersteren zustimmen.

Forbes und Hanley hatten 1853 (History of british Mollusca) bei *Propilidium* zwei Nackenkiemen beschrieben. Die Acmaeiden haben eine. Danach stellt Haller die Bibranchien, besser wohl Dibranchien, und die Monobranchien auf. Doch vermuthet Dall (367), dass die englischen Forscher eine verlängerte Analpapille für eine zweite Kieme genommen haben. Dann würde auch *Propilidium*, das bisher nicht wieder daraufhin untersucht werden konnte, nur die eine Kieme besitzen. Die Lepetiden (Abranchien) und die Patelliden haben keine Nackenkieme.

Die Kieme der Acmaeiden (1411, 51) ist nur mit einer schmalen Basis befestigt und sieht frei von links hinten nach rechts und vorn, so dass die Spitze aus der kleinen Mantelhöhle herausragt (XIV, 4). Nach Haller's Darstellung von *Scutellina* (XIV, 3), die wahrscheinlich unter anderem Namen hierher gehört, ist sie gefiedert, wie bei den Rhipidoglossen (1411, 7).

Falls *Addisonia* hierher zu rechnen ist, so fällt sie dadurch auf, dass die Kieme (XIII, 3) mit ihrer Spitze nach hinten gerichtet ist (367, XXV, 1 c).

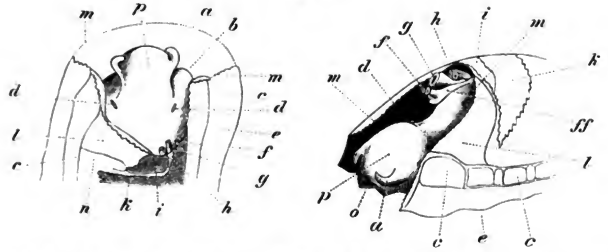
Auf die Vermuthung, dass rudimentäre Kiemen existiren, komme ich gleich zurück.

Digitized by Google

Das Osphradium.

Da *Patella* der Kiemen entbehrt und die Osphradien nicht ganz an gewöhnlicher Stelle liegen, haben sie lange zu Missdeutungen geführt, sie wurden bald als Wassersporen angesehen, bald zu den Genital-

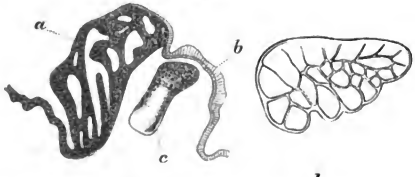
Fig. 24.



Vorderende von *Patella vulgata* mit geöffneter Mantelhöhle, links von oben, rechts von links. (Nach R. Lankester.) *a* Tentakel. *b* Fuss. *c* Retractor oder Fussmuskel. *d* Rudimentäre Ctenidien („capito-pedal organs" Lankester). *e* Manteldach. *f* Mündungspapille des grösseren Nephridiums. *ff* Dessen subanaler Theil, durch den sie mit dem Pericard communicirt. *g* Anus. *h* Mündungspapille des kleineren Nephridiums. *i* Kleineres, *k* grösseres Nephridium. *l* Pericard. *m* Schnittrand des Manteldachs. *n* Leber. *o* Mund. *p* Schnauze (Kopf).

organen in Beziehung gesetzt, bald, da bisweilen ein cavernöses Gewebe darunter liegt, als rudimentäre Kiemen betrachtet. Erst Spengel's Untersuchung über die Geruchsorgane erlaubte, sie ins richtige Licht zu rücken. Ray Lankester zeigte die wesentlichsten Verhältnisse.

Fig. 25.



a Senkrechter Schnitt durch die rudimentäre Kieme *a* von *Patella vulgata*. *b* Das Geruchsepithel. *c* Das Geruchsganglion. *b* Das Ctenidium in durchscheinendem Lichte, von oben gesehen. (Nach Ray Lankester.)

Im Nacken liegen zwei kleine ovale Vorsprünge (Fig. 24). Sie sind im Innern cavernös. Ein niedriger Epithelwulst an ihrer Seite ist nervöser Natur und hat das Geruchsganglion unter sich (Fig. 25). Die Deutung

Digitized by Google

desselben als Osphradium liegt nahe genug. Die Auffassung der cavernösen Papillen als rudimentäre Kiemen hat namentlich das Argument für sich, dass sie kaum etwas anderes sein können. Immerhin muss betont werden, dass sie dann weit von der ursprünglichen Stelle an der Decke der Kiemenhöhle nach dem Boden zu verschoben sind und dass sie eine ungewöhnliche Structur haben.

Das subpalliale Sinnesorgan.

Thiele bildet von *Patinella deaurata* (197, I) eine feine, nervöse Leiste ab, welche (als Fortsetzung des Osphradiums) aus der Mantelhöhle hervorkommt, dann nach hinten sich umschlägt und sich eine Strecke weit fast unmittelbar unter dem Mantel hinzieht. Später hat er dafür den Namen „subpalliales Sinnesorgan" eingeführt (s. o.), er hat es auch bei anderen Docoglossen gefunden und vermuthet seine allgemeine Verbreitung.

Hypobranchialdrüsen sind von Docoglossen nicht bekannt geworden.

Monotocardien.

Die Monotocardien sind durchweg azygobranch oder azeugobranch, nirgends ist ein Rest der rechten Kieme und des rechten Osphradiums nachgewiesen, es bestehen bloss die linksseitigen Organe, soweit nicht Anpassung an das Landleben auch diese zur Reduction gebracht hat (s. u.). Links liegt das Osphradium, nach rechts folgt die Kieme, dann die Hypobranchialdrüse, auf diese das Rectum und schliesslich am rechten Rande der Kiemenhöhlendecke die Oeffnung des Geschlechtsganges, welcher sich vielfach in einem verlängerten Canale weiter nach vorn erstreckt. Die Oeffnung der Niere oder des Nephridiums liegt als Querspalte tief im Grunde der Mantelhöhle (Fig. 26). Nur bei *Valvata* und *Paludina* findet sich noch ein verlängerter Ureter, welcher ebenfalls an der Decke der Kiemenhöhle nach vorn bis zum Mantelrande sich erstreckt. Das subpalliale Sinnesorgan ist bisher nicht beobachtet.

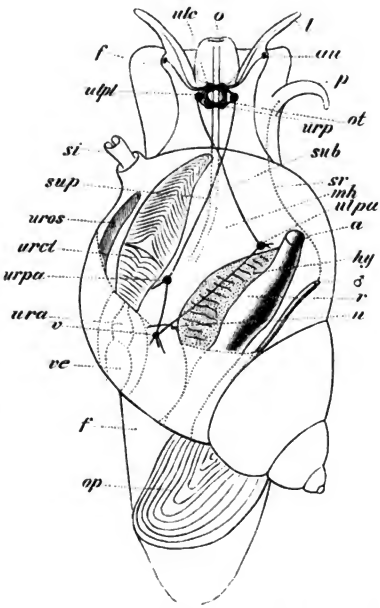
Die Kieme oder das Ctenidium.

Da die Kieme der Monotocardien sich von der der Trochiden herleitet, d. h. nur der einen Hälfte der ursprünglichen Diotocardienkieme entspricht, indem die Scheidewand oder Rhachis nach links sich an die Decke der Kiemenhöhle gelegt hat und mit dieser verschmolzen ist, so ist sie nur einfach kammförmig, denn sie entspricht nur der einen Seite des gefiederten Organes, daher der Name Pectinibranchia oder Ctenobranchia. Sie wird von einer Menge dreieckiger Blättchen gebildet, welche mit der Basis befestigt sind. Wechselnd ist deren Zahl, ihre Höhe, ihre Form und die Fläche, auf der sie angebracht sind. Die letztere, also die gemeinsame Basis der Kiemenblättchen, erstreckt sich

Digitized by Google

im Allgemeinen durch die ganze Länge der Mantelhöhle. Bei den Siphonostomen beginnt sie vorn am proximalen Ende oder am Grunde des Siphos, so dass die Siphonalrinne das Wasser unmittelbar zu ihr hinbringt, während bei den Holostomen durch Contraction des Mantelrandes der breite Mantelspalt meist geschlossen, aber gerade vor der Rinne ein rundliches Athemloch offen gehalten wird. Meist verläuft sie in einer annähernd geraden Linie, oder doch conform der Windungsspirale. Eine die Spitzen der Blättchen verbindende Linie steigt meist von beiden Enden gegen die Mitte zu an, aber doch sehr verschieden, bei den Rhachiglossen, bei Cerithien u. a. viel stärker, die mittleren Blättchen werden viel höher. Die Blättchen können wechseln, insofern als ihre Flächen, wie zumeist, glatt sind oder in einzelnen Fällen die respiratorische Fläche durch secundäre Fältelungen vergrössern.

Fig. 26.



Schematische Darstellung eines Monotocards. *a* After. *au* Auge. *f* Fuss. *hy* Hypobranchialdrüse. *mh* Mantelhöhle. *n* Nierenöffnung. *o* Mund. *op* Deckel. *ot* Otocyste. *p* Penis. *r* Rectum. *si* Sipho. *sr* Samenrinne. *sub* Sub-, *sup* Supraintestinalconnectiv. *t* Fühler. *ulpa* Ursprünglich linkes Parietalganglion. *ulpl* Ursprünglich linkes Pleuralganglion. *ura* Vorkammer. *urct* Ursprünglich rechtes Ctenidium. *uros* Osphradium. *urp* Rechtes Pedalganglion. *urpa* Ursprünglich rechtes Parietalganglion. *v* Visceralganglion. *ve* Herzkammer. (Nach Lang.)

Im Einzelnen stellt sich's etwa folgendermaassen.

Paludina hat eine normale Kieme mit hohen, ungefähr gleichschenkligen Blättchen (1434, 1346, Pl. XII, Fig. 61). Von *Cypraea* hat Haller die genaueste Beschreibung gegeben (1410, II). Die Kieme beginnt normal auf der linken Seite und biegt sich dann hufeisenförmig nach rechts um (VI, 6), wobei sie den hinteren Mantelraum, etwa die Hälfte des ganzen, frei lässt. Die Kiemenblättchen sind niedrige, ungleichseitige Dreiecke, deren kürzeste Seite am Aussenrande des Hufeisens liegt.

Digitized by Google

Von *Littorina littorea* wird die Kieme in der Mitte verbreitert beschrieben durch Bernard (1436, Pl. XV, Fig. 85), während sie Keferstein u. a. von verschiedenen Arten schmal und lang zeichnen (XVI, 4); die Blättchen tragen secundäre Falten. (Ich komme auf diese Kieme zurück.) Bei *Scalaria* ist sie normal, ähnlich bei *Solarium*, wo sie sich hinten zuspitzt (1359). Die zahlreichen Blättchen sind ziemlich niedrig, jedes trägt gegen den linken Rand hin vorn und hinten eine Anzahl kleiner secundärer Lamellen, zu einem halbkugligen Packet gruppirt. Gegen das Vorder- und Hinterende des Ctenidiums nehmen diese secundären Falten ab, bis sie schliesslich verschwinden. *Xenophorus* s. *Onustus* (1303, 1338) hat in der tiefen Mantelhöhle eine sehr lange Kieme. Sie läuft erst normal von hinten bis vor, schlägt sich dann aber nach rechts hinüber bis vor den After. Die Kiemenblättchen, besonders die mittleren, sind schmal und lang, fast fadenförmig und flottiren mit ihren Enden frei in der Mantelhöhle. Bei *Narica* beschreibt das Ctenidium einen ähnlichen Bogen. Die Blättchen (XIV, 7), bei *N. cancellata* (Ch.) Récluz wohl an hundert, tragen je an fünfzig schräg gestellte secundäre Querfältchen (1338, Taf. II, Fig. 7); die eine Seite, ein abführendes Gefäss, ist von einer schwarzen Längslinie durchzogen. Von Naticiden und Calyptraeiden haben wir neuere Schilderungen von Bouvier (1368) und Osborn *(Crepidula)**), die jüngsten von Haller, denen ich folge (1410, III). Bei *Natica* sind die Blättchen flach und breit (XIV, 8). Der abführende Gang biegt sich an der Spitze derselben etwas hakenförmig ausgebuchtet über den weiten zuführenden Theil hinüber. Dieser hat einen fast rechtwinkligen Knick, wodurch die Kieme eine fast rinnenförmige Vertiefung erhält. Eine solche fehlt bei *Sigaretus*, dessen Kiemenblättchen viel schmäler und länger sind. Was sie durch Schmalheit an Fläche einbüssen, ersetzen sie durch secundäre Fältchen (XIV, 9), welche in der mittleren Höhe des Blattes am höchsten sind und nach beiden Seiten an Höhe abnehmen. Etwas von den langen Kiemenblättchen von *Crepidula* (XV, 1) und *Janacus* sieht man schon am lebenden Thiere von unten (VI, 18, 19). Die fadenförmigen Blättchen der ersteren tragen noch die Flächenvergrösserung von *Sigaretus*, nur viel schwächer; die Spitze ist knopfartig verdickt (XIV, 10). Die Flächenzunahme fehlt bei *Trochita*, deren Kiemenblättchen, von der Wurzel an schmal, noch fadenförmiger sind. *Janacus* und *Ergaea* haben an ihrer Stelle unregelmässige Ausbuchtungen an der zuführenden Seite. Zugleich ist bei diesen Calyptraeiden die Ausdehnung der Kieme auf das Maximum gesteigert (XV, 1), sie geht vom Hintergrunde der Athemhöhle links nach vorn und dann rechts ganz herüber. Ebenso bedeckt sie den Kopf bei *Infundibulum* (1303). Die Strombiden haben eine normale, von hinten nach vorn ziehende Kieme, so *Strombus* (1337), *Chenopus* (1303). Dasselbe gilt für die Rhachiglossen,

*) Osborn, H. L. On the gill in some forms of prosobranchiate Mollusca. Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univers. III, pg. 42—48. 3 T.

Digitized by Google

von denen viele Zeichnungen vorliegen, die älteren von Poli, Quoy und Gaimard etc., neuere von Bouvier (1303), Poirier (1467), Haller (1410, I, 1406) u. a. m.. Sehr gross ist die Kieme von *Concholepas* (1363, 1410, I), bei *Harpa* dagegen geknickt (1346, pg. 336). Auch die Toxoglossen schliessen sich an ohne wesentliche Umbildungen. Bei *Conus* biegt die Mitte der Kieme mit den längsten Blättchen etwas nach rechts aus (1303, Pl. 18, Fig. 86). Nach Bergh*) sind gewöhnlich 500—600 Blättchen vorhanden.

Besonders abweichend gebaut ist die Kieme von *Janthina*. Bouvier beschreibt sie von *J. globosa* (1359). Die an Zahl ziemlich beschränkten Blättchen sind schlank dreieckig und vermehren die respiratorische Fläche durch wulstige Ausladungen auf beiden Seiten. Die vorderen sind durch besondere Länge ausgezeichnet und werden im Leben aus der Schale herausgestreckt, wie es Gaimard und Quoy abgebildet haben, nach der bekannten Zeichnung.

Hier scheinen sich die Heteropoden anzuschliessen. Doch sind davon neue Untersuchungen nöthig, da die älteren Bilder sich zum Theil widersprechen. Bei *Oxygyrus* und *Atlanta* liegt das Ctenidium wohl geschützt in der Mantelhöhle (IX, 2). Bei *Carinaria* wird es nur noch unvollkommen geschützt durch die Schale und ragt frei unter der Mantelfalte hervor im Leben (IX, 4). Die Falte fehlt bei *Pterotrachea* (X, 1), so dass die fadenförmigen Blättchen ganz unbedeckt liegen. *Pterosoma* scheint sich etwa wie *Carinaria* zu verhalten (1114, X, 3). Was man bei *Firoloidea* (X, 2) als Kieme deutet, scheint völlig rudimentär zu sein. Lang bezeichnet das Thier als kiemenlos.

Eine ganz exceptionelle Stellung nimmt *Valvata* ein (IV, 22). Die Form des Ctenidiums erinnert an die Diotocardien, die Lage aber ist durchaus originell. Das Organ ist am Mantelrande angebracht, also weit nach vorn gerückt, und ragt frei ins Wasser hinein. Die Basis füllt den Raum links fast bis zum Enddarm aus (1346, Pl. XIII, Fig 70). Dabei ist diese Kieme auf beiden Seiten mit Kiemenblättchen besetzt, also wirklich gefiedert. Fraglich bleibt's, ob der griffelartige Fortsatz rechts am Mantelrande (s. o.) als Rest eines zweiten Ctenidiums zu deuten ist, worauf seine Stellung hindeutet. — —

Ueber die Verschiebung der sonst normalen Kieme von *Ampullaria* nach rechts s. u.

Die Epitaenie.

Hier mag ein Gebilde Erwähnung finden, welches möglicherweise zur Kieme hier und da in physiologischer Beziehung steht, ein Wulst mit Rinne am Boden der Mantelhöhle, also im Grunde ein Theil des Nackens, von Jhering als Epitaenie bezeichnet (49). Bei *Paludina* nannte ich's Boden- oder Siphonalrinne (Ztschrft. f. wiss. Zool., XXVI,

*) Bergh, Beiträge zur Kenntniss der Coniden. Nova Acta Leop. LXV, 1895. 13 T.

Digitized by Google

T. 20, Fig. 21). Von *Solarium* beschreibt's Bouvier (1359) als einen Wulst, der unmittelbar hinter dem Kopfe beginnt, dann nach hinten zieht und sich am Hinterende der Kieme mit der Decke verbindet. Der Wulst hat zwei Längslippen, die nach den Enden auseinanderneigen und eine Rinne zwischen sich fassen. Das Organ findet sich auch bei *Turritella,* wo es mehr auf der Mittellinie des Nackens verläuft, und bei *Ampullaria*, hier als einfacher Kamm, welcher weit nach rechts geschoben ist und sich mit der hinteren Hälfte ans Rectum lehnt bei *Bythinia* und *Melania*. Bei *Solarium* ist es gegabelt, ähnlich bei *Turritella*. Unter den Cerithiiden haben viele, z. B. *Ceratoptilus* (1303) neben dem Rectum eine feine Lamelle, welche es in ganzer Länge begleitet und mit ihm eine Rinne einschliesst, die wahrscheinlich der Epitaenie oder dem „bourrelet dorsal" entspricht. Hinten trägt die Rinne eine Reihe quergefurchter Lamellen, welche wie Kiemenblättchen aussehen. Aehnliche Lamellen stehen zwischen Rectum und Genitalwulst bei *Struthiolaria*. Bouvier hält die Möglichkeit aufrecht, dass wir's mit einem Reste der Scheidewand zu thun haben, welche bei *Phasianella* die Kiemenhöhle in zwei Hälften trennt. Bei *Paludina* und bei *Ampullaria* denkt er an Beziehungen zum Geschlechtsapparat (s. u.), bezeichnet auch sonst gelegentlich das Organ als „bourrelet génital".

Die meiste Wahrscheinlichkeit hat wohl Jhering's Auffassung, dass der Wulst ein Rest der Samenrinne ist, nachdem diese ins Innere rückte und sich zu einem Canal schloss. Ob aber diese Deutung für alle Fälle Geltung hat, ist wohl noch fraglich.

Das Osphradium. (Geruchswerkzeug, Spengel'sches Organ.)

Ausser bei manchen terrestrischen Formen (s. u.) haben die Monotocardien durchweg ein wohl entwickeltes Geruchswerkzeug im Bereiche des Mantels. Unter Zurechnung der Heteropoden findet man es allerdings von sehr wechselnder Form. Bei ihnen wurde die richtige Deutung durch Leuckart gefunden.*) Für die Reptantia ahnte Lacaze-Duthiers (1423) die richtige Deutung bei *Vermetus*, wie P. Bert bei *Patella* (1347). Jhering (132) liess sich wieder durch die häufig auftretende Fiederform des Organs, welche ihm noch jetzt oft genug den Namen der falschen Kieme, Pseudobranchie, „fausse branchie" verschafft, verleiten, eine zweite in Rückbildung begriffene Kieme darin zu erblicken. Erst durch Spengel's übersichtliche Arbeit von 1881 ist die jetzt zu Recht bestehende Ansicht durchgedrungen. Ray Lankester hat dann den Namen Osphradium eingeführt. Es erübrigt bloss, die Verhältnisse, wie sie nunmehr im Detail aufgedeckt sind, Schritt für Schritt zu verfolgen.

Der allgemeine Entwickelungsgang ist der, dass neben der Kieme links, meist kürzer als diese, ein nervöser

*) R Leuckart, Zoologische Untersuchungen. Heft 3. Heteropoden, Zwitterschnecken, Hectocotyliferen. 1854.

Digitized by Google

Längswulstauftritt, der sich allmählich an beiden Rändern faltet und schliesslich ächte Fiederform annimmt.

Die Differenzen beziehen sich auf Länge und Verlauf, Localisation an verschiedenen Stellen, Oberflächenvergrösserung durch Wulstung, primäre und secundäre Fiederung, seltener durch Einstülpung. Oft ist das Organ durch braune oder dunkle Färbung ausgezeichnet. Ein rein systematischer Entwickelungsgang ist hier so wenig als bei den übrigen Organen zu verfolgen.

Eine der einfachsten Formen haben nach Bernard die Littorinen (XIV, 11), einen langen, fadenartigen, in der Mitte etwas verdickten Wulst, ebenso *Bythinia, Rissoa, Planaxis* (1346), *Lacuna* nach Pelseneer (1461); auch *Cyclostoma* hat's noch nach Garnault (1394, 1346). Aehnlich ist es bei *Paludina*, doch kürzer links vorn neben der Kieme, überall gleich breit, stäbchenartig (1346). Aeusserlich so einfach, steht dieses Osphradium doch ganz isolirt, denn der Wulst trägt eine Reihe blindsackartiger Einstülpungen in regelmässiger Anordnung, die grössten in der Mitte, vorn und hinten kleinere, bei jüngeren Exemplaren weniger als bei erwachsenen, im Durchschnitt etwa zwanzig *(Pal. vivipara* und tonkinesische Arten). Die Mündungen sind unter dem Wulst verborgen (VI, 12, 13).

Bei den Melanien finden sich Uebergänge (1303). *Melania costata* Quoy et Gaim. hat ein fadenförmiges Osphradium, fast so lang wie die Kieme, bei *M. tuberculata* Müller ist's ebenso, trägt aber jederseits eine Reihe feiner, unregelmässig vertheilter Wülste; ähnlich bei *Melanopsis.* Die Cerithien schliessen sich an, das Organ erreicht die Länge der Kieme oder übertrifft sie, denn es ist vorn noch etwas umgebogen. Ein einfaches weissliches Band hat *Vermetus* nach Lacaze-Duthiers und Bernard (1423, 1346). Von den Cerithien hat Bouvier die Gattung *Ceratoptilus* abgetrennt mit einem gefiederten Osphradium (1303). Ebenso ist's bei den Ampullarien (1363), weit links, von der Kieme getrennt (s. u. Fig. 27, S. 175), dabei klein und auf einem Vorsprunge gelegen.

Scalaria und *Janthina* haben nach Bouvier ein langes, fadenförmiges Osphradium, schon deutlich doppeltgekämmt (1359, 1363). Bei *Janthina communis* fand ich nur die Rhachis dunkelpigmentirt, bei *J. umbilicata* dagegen die beiden Blatt- oder Wulstreihen, daher das Organ bei der ersteren als einfacher, bei der letzteren als doppelter oder schwarzer Strich von aussen durch den Mantel scheint (1163). Bei den Turritelliden ist es sehr lang und wellig (1363).

Bei den Naticiden, bei *Capulus* und *Infundibulum* ist das Geruchsorgan nach Bouvier kürzer als die Kieme und scharf, ziemlich grob, doppelt gekämmt (1303). Genaueres giebt Haller (1410, III). Das Organ ist kürzer bei *Sigaretus* (XV, 2) als bei *Natica.* Das erstere stellt eine Weiterbildung vom letzteren dar, es ist geknickt und vorn stärker umgebogen. Die z. Th. unregelmässigen Blattbildungen ergeben sich aus den Abbildungen (XV, 3, 4). Die Rhachis und die Wurzeln

Digitized by Google

der Fiederblätter sind, wie bei vielen Prosobranchien, gelbbraun pigmentirt. Hier macht sich dasselbe Princip geltend wie bei *Paludina:* Flächenvermehrung durch Einstülpung. Jedes Geruchsblatt hat wohl acht bis elf Blindsäckchen (XV, 5) mit weiterem Fundus und enger Mündung. Uebrigens ist es wohl fraglich, ob diese Einstülpungen innerhalb der Gattung *Natica* sehr verbreitet sind, denn Bernard, der verschiedene Arten untersuchte und zwar auch auf Querschnitten, erwähnt nichts davon (1346). Von *Marsenia* beschreibt er das Organ als massig, stärker vorspringend als bei den Naticiden, die Lamellen einander mehr genähert; ähnlich Bouvier (1303).

Von den siphonostomen Proboscidiferen haben wir Beschreibungen von Bouvier (1303) und Bernard (1346). Namentlich hat der Letztere das Organ von *Cassidaria* genau beschrieben. Es ist länglich oval, vier mal so lang als breit, doppelt gekämmt, jederseits aus ungefähr 120 bis 150 Lamellen zusammengesetzt, welche sich auf beiden Seiten streng entsprechen. Die Lamellen sind dreieckig und haben eigenthümlich pigmentirte Figuren, welche, wie wir seit Spengel's Arbeit wissen, in bestimmter Relation stehen zu der Innervirung (s. u.). Bei *Struthiolaria* ist das Osphradium noch sehr lang und fadenförmig; es endet vorn an der Basis des Siphos und ist von der Kieme ziemlich weit entfernt. Die unregelmässigen Wulstungen erlauben noch nicht, von einer ächten Fiederung zu sprechen. Bei den Tritoniden und Cassiden ist es kürzer, breit und deutlich gefiedert, ebenso von der Kieme entfernt (1303).

Xenophorus hat nach Bouvier (1303) und Bergh (1337) ein langes, schmales, schwach gefiedertes Geruchsorgan, ein wenig im Bogen verlaufend. Aehnlich ist es bei den Chenopiden (1303) und den Strombiden, bei den ersteren undeutlich, bei den letzteren deutlich gefiedert. Seine Länge wechselt, denn es tritt bei *Strombus millepeda L.* kaum in den Sipho ein, während es bei *Str. gigas* in demselben bis fast an das Vorderende reicht (1337). Bernard macht genauere Angaben (1346), die von besonderem Interesse sind. Es handelt sich um die Vergrösserung der Sinnesfläche durch Verlängerung. Bei *Chenopus pes carbonis* macht das lange, fadenförmige Organ mancherlei unregelmässige Biegungen (XV, 1); Querwülste sind wenig ausgesprochen. Bei den Strombusarten erscheinen zuerst Lamellen am stärkeren Siphonalende, nachher in ganzer Länge. Bei *Pteroceras lambis* ist das stärkere Siphonalende am weitesten von der Kieme abgedrängt (XV, 8), der übrige Theil verläuft in reichen Schlängelungen, so dass wohl die drei- bis vierfache Länge der Kieme erreicht wird.*) Die Fläche vergrössert sich abermals dadurch, dass die Lamellen sich verschiedentlich theilen und verzweigen (XV, 8*a* und 8*b*). *Strombus bubonius* erreicht die Vergrösserung der Fläche in ganz eigenartiger Weise (XV, 7). Der vordere Abschnitt ist derb und wenig

*) Bergh scheint zu vermuthen, dass die Schlängelungen mit der Contraction des Thieres im Alkohol zusammenhängen (1337).

Digitized by Google

geschlängelt, nachher gabelt sich der Wulst und löst sich in ein reiches Maschenwerk auf. Meist bilden die zahlreichen Zweige geschlossene Maschen, manche brechen plötzlich frei ab. Der Abstand zwischen dem distalen Theile des Osphradiums und der Kieme wird am grössten bei *Terebellum;* der erstere zieht nach hinten bis zum Herzbeutel, dann schlägt sich das Band um und läuft neben der Kieme nach vorn, so dass beide Schenkel einen dreieckigen Raum des Mantels zwischen sich fassen, der kein besonderes Organ enthält.

Die Rhachiglossen und Toxoglossen haben durchweg ein dichtgefiedertes Osphradium, bei *Concholepas* ist es etwas kürzer und gedrungener als bei *Purpura* und *Murex* (1303); im Uebrigen waren gerade diese Formen geeignet, die Deutung des Organs als zweite Kieme zu unterstützen. Abbildungen bieten die älteren Werke von Poli an, neuere Poirier, Haller u. a. Auf den anatomischen Tafeln sind sie ohne Weiteres zu finden.

Abweichende Formen.

Die Cypraeen und Solariiden haben ein eigenthümlich verkürztes und concentrirtes Osphradium.

Die starke Krümmung der Kieme hat wohl bei *Cypraea* die dreieckige Gestalt des Osphradiums veranlasst (XIV, 6). Bouvier will sie auf die geknickte Form der Naticiden zurückführen (1303). Bei *Trivia* setzt sich nach Bernard (1346) das Organ nur aus zwei Theilen zusammen, einem vorderen und einem hinteren, die in rechtem Winkel aufeinandertreffen, daher man sich den dritten Abschnitt der *Cypraea* als eine Neuerwerbung denken kann.

Bei *Solarium* liegt das halbkreisförmige Organ vorn neben der Kieme; es setzt sich aus weisslichen Wülsten zusammen, die von einem gemeinsamen Punkte nach rechts ausstrahlen.

In anderer Weise weicht nach Osborn das Osphradium von *Crepidula* ab.*) Hier haben wir keine Fiederung, sondern auf einem niedrigen Wulste stehen in einer Längsreihe 18—20 kuglige Papillen hintereinander. Sie sind kurzgestielt und von einander etwas weiter entfernt, als die Kiemenblättchen. Auf der dem Ctenidium zugekehrten Seite trägt jede einen schwarzen Fleck.

Wie *Valvata* im Bau der Kieme unter den Monotocardien isolirt steht, so auch in Bezug auf das Osphradium. Ein circumscriptes Organ fehlt. Wie aus der Innervirung hervorgeht (s. o.), ist sowohl eine Stelle neben der Kieme sensoriell, als auch diese selbst. Bernard lässt daher (1346) das Geruchsorgan hier in zwei getheilt sein.

Bei den Heteropoden beschränkt sich das Organ auf eine Wimpergrube an der Basis der Kieme (IX, 2) bei den mit Kiemen ausgestatteten Gattungen, bei *Firoloides* an der entsprechenden Stelle. Wenn

*) Osborn, Osphradium in *Crepidula*. Zool Anz., X, 1887, pag 118.

Digitized by Google

man gewöhnlich die pelagische Lebensweise für diese Umbildung verantwortlich macht, so darf doch darauf hingewiesen werden, dass die Janthinen ein langgestrecktes Geruchswerkzeug behalten haben (s. o.)

Die Hypobranchialdrüse.

Die älteren Autoren unterschieden wohl eine Purpur- und Schleimdrüse (Schleimorgan), nahmen an, dass der Saft der Purpurschnecke aus einem wirklichen Drüsensack hervorkomme, verwechselten also Niere und Schleimdrüse und beachteten auf der anderen Seite die verschiedenen Faltenbildungen an der Decke der Kiemenhöhle nicht genau genug, um zu einer klaren Vorstellung zu kommen. Lacaze-Duthiers' Arbeit über den Purpur (1121) brachte den Nachweis, dass die Abscheidung einfach von einem flächenhaft ausgebildeten Epithel zwischen Kieme und Enddarm ausgeht. In neuerer Zeit hat namentlich Bernard die Morphologie und Histologie genauer verfolgt (1346). Morphologische Daten kann man bereits den älteren Arbeiten von Quoy u. a. entnehmen, vereinzelte Angaben finden sich bei Bouvier, Haller, Bergh u. a. Kürzlich hat Thiele (197, III) darauf aufmerksam gemacht, dass es sich um zwei verschiedene Drüsen handelt, um eine mucöse und eine viscöse. Damit ist angedeutet, dass wir über die Function der Secrete bisher nichts Sicheres wissen. Bald haben wir's mit einem Saft zu thun, der eine lebhafte violette oder purpurne Färbung zeigt oder am Licht annimmt *(Janthina, Purpura, Scalaria, Terebra),* bald scheint sich's um Schleim zu handeln, welcher das Eindringen von Fremdkörpern ins Athemwasser abwehrt. Bernard hat jedoch ausserdem nachgewiesen, dass zum mindesten Theile der Drüsenepithelien sensitiver Natur und reicher an Sinneszellen sind als das Osphradium selbst, also lauter Unklarheiten.

Im einfachsten Falle ist der Raum zwischen Ctenidium und Rectum eine drüsige Fläche. In anderen finden Differenzirungen und Concentrationen statt, indem sich namentlich neben dem Enddarm eine schmalere oder breitere drüsige Partie ausbildet, wie wir's auf den älteren Bildern von Quoy dargestellt finden (*Littorina* nach Keferstein, XVI, 4, *Pteroceras, Cypraea, Cassis* nach Quoy, *Pyrula, Littorinida* nach Souleyet, XVI, 12). Die Partie ist durch Faltenbildungen äusserlich gekennzeichnet, und bisweilen erreichen diese eine auffallende Entwicklung.

Im Einzelnen etwa folgendermaassen:

Bei *Littorina* und *Rissoa* (1346) ist die Hypobranchialdrüse ein breiter und verlängerter Raum, schwach drüsig, von vorspringenden Gefässen gekreuzt, doch ohne eigentliche Falten. Bei *Bythinia* reducirt sie sich auf eine unbedeutende drüsige Gegend vorn in der Mantelhöhle nach Bernard (1346), nach Thiele dagegen (197, III) ist sie „sehr mächtig entwickelt". Bei *Planaxis* ist sie gross und faltig (1346). Bei *Calyptraea* ist sie stark entwickelt, ganz von den Kiemenblättchen bedeckt (1346). Eine besondere Differenzirung in localisirten Nestern hat

Digitized by Google

Calyptraea sinensis nach Thiele (197, III, s. u.). *Vermetus gigas, Melania tuberculata*, *Rostellaria curvirostra* und verschiedene *Strombus* haben die Drüsenpartie ungefaltet nach Bernard (1346). Bei *Strombus gigas* dagegen besteht sie nach Bergh (1337) aus schrägen Falten, die unmittelbar bis ans Rectum reichen und bis zu 2,7 cm Höhe und 3 mm Dicke anschwellen. Aehnlich faltenreich ist sie bei *Chenopus* und *Cerithium vulgatum* (1346). Bei dem letzteren erscheinen die Falten als Verlängerung der Kiemenblättchen (1303). *Natica* und *Lamellaria* haben das Organ schwach entwickelt (1346), stärker und mit Falten *Sigaretus*. Bei *Velutina* (197, III) ist die ganze Fläche des Mantels zwischen Kieme und Enddarm drüsig; in der Mitte wird sie von einer Rinne durchzogen (XV, 9). Um diese Rinne liegen viscöse Drüsen, zu beiden Seiten mucöse, in scharfer Trennung. *Cassidaria, Cassis, Dolium* sind ohne Falten (1346), *Triton* und *Ranella* haben welche. Hier ist öfters die drüsige Region vorn scharf begrenzt durch einen leichten Wulst, der schräg von der Kiemenspitze zum After führt.

Von *Janthina* hat Thiele die erschöpfendste Darstellung gegeben (197, III). Der grösste Theil des Mantels von *J. communis* ist vorn rechts von der Kieme von einem Drüsenepithel bekleidet. Weiter hinten beschränkt sich's auf die Region am Enddarm. Dazwischen liegt ein breiter Streifen anderer Drüsenzellen, welche als Farbdrüse zu gelten haben.

Von den Heteropoden stehen genügende Arbeiten noch aus.

Unter den Stenoglossen (Rhachi- und Toxoglossen) finden sich sehr verschiedene Grade der Differenzirung. Bei *Purpura, Murex, Fusus* fehlen der Drüsengegend die Falten, bei *Buccinum* sind grosse, hohe dicke Falten vorhanden, in der Mitte am höchsten (1346). Bouvier (1303) giebt eine gute Abbildung, an der höchstens links nicht ganz klar wird, dass die Falten continuirlich herüberragen. Bei *Harpa* zieht die Hypobranchialdrüse, von Lamellen durchzogen, als ein gleichförmiges Band am Rectum entlang, so dass zwischen ihr und der geknickten Kieme ein dreieckiger Raum frei bleibt. Hinten ist die Drüse durch eine Querfalte scharf von der Niere abgesetzt. Bei *Fasciolaria* bilden die Drüsenblätter ein feines Netzwerk, welches bis in den Hintergrund der Athemhöhle reicht, vorn wird es durch einen Querschnitt zwischen Ctenidium und Rectum scharf abgeschnitten. *Voluta* nimmt eine mittlere Stellung ein. Die Drüse ist vorn und hinten gut begrenzt, die quergestellten Lamellen von mittlerer Höhe werden durch kleinere Fältchen verbunden. Genau so verhält sich *Pyrula (Semifusus)*. Bei *Oliva* tritt die schärfste Localisirung ein, die kleine Drüse, oval, an beiden Enden zugespitzt, von zahlreichen Blättchen durchzogen, lässt den grössten Raum des Kiemenhöhlendachs frei. Von *Conus* giebt Bergh namentlich aus dem hinteren Theil grobe und feine Schrägfalten an (Beiträge zur Kenntniss der Coniden).

Unter den Taenioglossen hat *Terebellum* (1346) dasselbe kleine,

Digitized by Google

isolirte, von einem Faltennetz durchzogene Organ wie *Oliva*, — eine Convergenzerscheinung.

Eine stärkere Ausnahme machen schliesslich wieder *Paludina* und *Valvata*.

Bei *Valvata* (1346) sind die Verhältnisse insofern verschoben, als nicht nur die Kieme ganz vorn liegt (s. o.), sondern auch die Niere am Mantel bis hinter das Ctenidium vorrückt, so dass für die normale Hypobranchialdrüse kein Raum bleibt. Daher ist der Mantelrand drüsig geworden. Bernard weist darauf hin, dass auch bei *Trochus* dieselbe Gegend secernirt.

Bei *Paludina* (1346) ist der Mantel nur schwach drüsig, am stärksten noch am Rectum. Eine besondere Differenzirung lässt sich dagegen nirgends erkennen, ausser in unmittelbarer Nachbarschaft der Kieme. Hier zieht ein scharf begrenzter Wulst von 1 mm Breite die ganze Kieme entlang, unmittelbar unter dem Vas efferens, dessen untere Wand bildend (XV, 10).

Beziehungen zum Geschlechtsleben.

Möglicherweise kommt die Hypobranchialdrüse in Betracht unter den secundären Geschlechtscharakteren, merkwürdigerweise aber im umgekehrten Sinne als bei den Diotocardien. Bergh giebt von *Strombus gigas* an, dass die Drüse beim Weibchen weniger entwickelt ist als beim Männchen (1337.)

Abänderungen der Mantelorgane unter dem Einflusse terrestrischen Aufenthaltes.

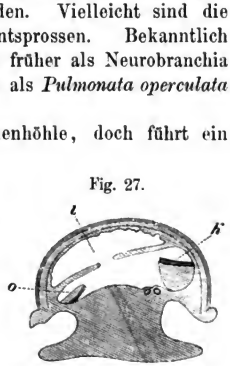
Die verschiedensten Gruppen der Vorderkiemer — mit Ausnahme der höchststehenden, der Rhachi- und Toxoglossen und der rüsseltragenden Taenioglossen, die schon durch ihre carnivore Lebensweise ausgeschlossen sind —, haben Vertreter ins brackische und süsse Wasser und aufs Land gesandt. Eine Anzahl von Gattungen bleiben im Süsswasser ohne jede Berührung zum Lande, andere haben von hier aus gelernt, freie Luft in die Athemhöhle zu nehmen, entweder indem sie das Land wirklich betreten, oder indem sie, wie die Ampullarien, bei mangelndem Sauerstoffgehalt des Wassers an der Oberfläche Luft schöpfen. Ein anderer Weg führte, unter Vermeidung des süssen Wassers, von der obersten Fluthgrenze des Meeres unmittelbar aufs Land; hierher gehören die Littorinen als Uebergangsformen, wahrscheinlich aber auch, der nahen Verwandtschaft wegen, die Cyclostomaceen; auch von den Truncatellen, die zumeist in der Nähe der Küste sich aufhalten, wird man das Gleiche anzunehmen haben; dass sie eine Kieme haben, hat Vayssière gezeigt (1488), daher sie Bouvier mit Fischer den Hydrobien anreiht. Die in den Handbüchern mitgeschleppte Bemerkung, dass sie Pfeiffer als Lungen-, Clark als Kiemenathmer betrachtet,

Digitized by Google

hat mehr historischen Werth; die Geomelanien werden selbstverständlich eine Lunge haben. Den Truncatelliden kann man biologisch wohl die Assimineen an die Seite stellen. Betreffs der Heliciniden (nebst den kleinen Hydrocaeniden) und der Cyclophoriden wird man sich jeder bestimmten Vermuthung enthalten müssen, da sie streng terrestrisch leben und im System ziemlich isolirte Familien bilden. Vielleicht sind die Cyclophoriden paludinenartigen Vorfahren entsprossen. Bekanntlich handelt sich's hier um die Formen, welche man früher als Neurobranchia zusammenfasste, und die leider hier und da noch als *Pulmonata operculata* figuriren, z. B. bei Kobelt.

Die Ampullarien haben eine ächte Kiemenhöhle, doch führt ein Loch bez. eine kurze Spalte in der Decke in einen zweiten Raum, eine Ausstülpung dieser Decke, welche mit einem Gefässnetz versehen ist, wie eine Pulmonatenlunge (Fig. 27). Durch diese Erweiterung erklärt sich der grosse Abstand zwischen der nach rechts verschobenen Kieme und dem an normaler Stelle links gelegenen Osphradium (s. o.). Die Frage, ob die Lunge durch Ausstülpung oder durch Hereinwachsen der seitlichen Mantelthеile in Form einer Duplicatur entstanden sei, kann wohl nur entwickelungsgeschichtlich beantwortet werden.

Fig. 27.



Querschnitt durch *Ampullaria*. *k* Kieme. *l* Lunge. *o* Osphradium. (Nach Semper.)

Von den Littorinen sind nach Pelseneer (1461) *Littorina littorea*, *obtusata*, *rudis* und *neritoides* amphibiotisch, mit immer zunehmender Luftathmung. Bei ihnen, wie nach Stoliczka (1481) bei *Cremnoconchus*, werden die Kiemenblätter niedriger als bei den ächt marinen Verwandten. Dafür dehnt sich ihre Basis als ein Faltensystem nach rechts aus über den als Kiemenarterie dienenden Sinus, der damit schwindet, hinweg, in das Gebiet der Hypobranchialdrüse hinein, welche ebenfalls zurückgedrängt und rückgebildet wird (XV, 11). Gleichzeitig geht das Osphradium zurück, indem es namentlich ärmer wird an Ganglienzellen, entgegengesetzt der Angabe Bernard's (1346). Das neue Faltensystem dient der Luftathmung.

Bei *Cerithidea*, die fast immer ausserhalb des Wassers lebt, ist noch ein kleiner Rest der Kieme am Vorderende erhalten. Das Manteldach trägt ein vorspringendes Gefässnetz (XV, 12). Hypobranchialdrüse und Osphradium sind gänzlich verschwunden. Da, wo das Vorderende des Osphradiums liegen würde, findet sich ein Mantelauge, das allerdings nur unvollkommen studirt werden konnte.

Die Landneritinen von den Philippinen mit kleinen Kiemen und Gefässnetz*) schliessen sich an, sowie *Telescopium fuscum*.

*) Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. 1880.

Digitized by Google

Die Falten, die man bei *Cyclostoma* als Kiemenreste beschrieben hat, sind keine, da sie nicht die Stelle des Ctenidiums einnehmen, ebenso fehlen solche Reste bei *Helicina* und *Cyclophorus*.

Die Reduction der Hypobranchialdrüse hängt mit dem Schwund der Kieme insofern zusammen, als jetzt nicht mehr eindringende Fremdkörper zurückgehalten zu werden brauchen, zum Schutze der zarten Kiemenfäden.

Helicina (1419) und *Cyclophorus* haben ein Gefässnetz nach Art der Pulmonaten und keine Spur mehr von einem Osphradium (1346).

5) Der Penis.

In der Entwickelung der Ruthe, die einen nicht einstülpbaren Anhang darstellt, lässt sich leicht ein aufsteigender, wenn auch nicht continuirlicher Entwickelungsgang verfolgen. Das Organ ist um so umfänglicher, je höher das Thier steht. Es kommt den meisten Pectinibranchien oder Monotocardien zu. Betreffs der Rhipidoglossen und Docoglossen galt es bis vor Kurzem als Axiom, dass sie der Ruthe entbehrten, ihr Sperma ins Wasser entleerten und diesem die Befruchtung überliessen. Eine Begattung sollte bloss den potamophilen Neritinen (und den terrestrischen Helicinen) zukommen, aus leicht erklärlichen Gründen. Man braucht bloss bei den Neritinen daran zu denken, dass das fliessende Wasser die Zeugungsstoffe stromabwärts wegschwemmen würde. Die Frage hat indess durch Dall's Untersuchungen an Tiefsee-Gastropoden ein anderes Gesicht bekommen.

Secundär wird die Oberfläche des Körpers beeinflusst durch das Zuleitungsorgan, indem das Sperma von der eigentlichen, am Mantelrande rechts neben dem Enddarm gelegenen Geschlechtsöffnung entweder durch eine oberflächliche Flimmerrinne oder seltener durch einen geschlossenen, unter die Haut gerückten Samenleiter nach der Ruthe befördert wird.

Die Lage des Penis kann sehr wechseln; Bouvier unterscheidet vier Fälle (1303):

a. am Kopf, und hier bald frei, bald mit dem rechten Fühler verschmolzen,

b. am Fuss, wie bei den meisten Taenioglossen und den Stenoglossen; im Ganzen selten,

c. auf dem Rücken, bei den Cyclostomiden und Bythinien,

d. am Mantel, bei den Ampullarien.

Die genaue morphologische Bedeutung ergiebt sich aus der Innervirung (s. u.).

Verfolgen wir's in systematischer Ordnung!

Docoglossen.

Die Docoglossen sind die einzigen Formen, bei denen bis jetzt weder im flachen Wasser noch in der Tiefsee ein Penis nachgewiesen ist.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel I.

Habitusbilder. Docoglossa (Fig. 1, 2, 4) **und Rhipidoglossa.**

Digitized by Google

Fig.

1. *Patella vulgata* L., von unten.
2. *Acmaea ceciliana* d'Orb.
3. *Titiscania limacina* Bergh.
4. *Lottia striata* Q. und G., von unten.
5. *Scutellina ferruginea* Ad.
6. *Emarginula Cuvieri* Aud.
7. *Fissurella maxima* Young.
8. *Parmophorus australis* Lam.
9. *Fissurellidea megatrema* d'Orb.
10. *Macroschisma sinensis* Ad.
11. *Stomatella maculata* Q. und G. von unten.
12. *Stomatella Godeffroyi Tryon* (= *St. mariei* Crse), von oben.
13. Dieselbe, von unten.
14. Dieselbe, von rechts.
15. *Stomatia* (*Microtis*) *tuberculata* Ad.
16. *Scissurella costata var. laevigata* d'Orb. Vergr. ca. 20:1.
17. Dieselbe, von unten.

Fig. 1 frei nach Lankester. Fig. 3 nach Bergh. Fig. 4, 6, 7, 8, 9 nach Bronn-Keferstein (Quoy und d'Orbigny). Fig. 2, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 15 nach Tryon (Dall, Adams, Savigny, Quoy). Fig. 16, 17 nach Vayssière.

Digitized by Google

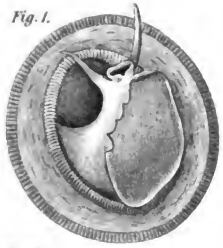


Fig. 1.

Fig. 2.

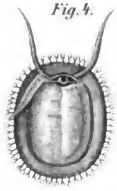


Fig. 4.

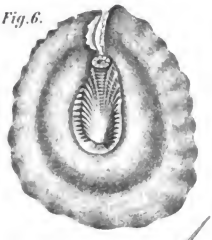
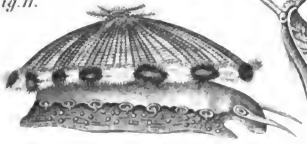


Fig. 6.

Fig. 3.

Fig. 11.

Fig. 7.



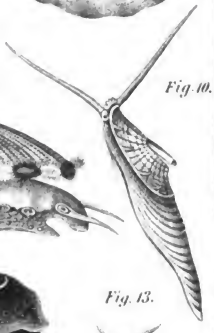


Fig. 10.

Fig. 8.

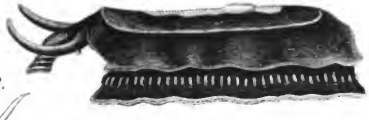


Fig. 13.

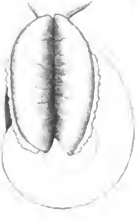


Fig. 12.

Fig. 9.

Fig. 14.

Fig. 5.

Fig. 16.

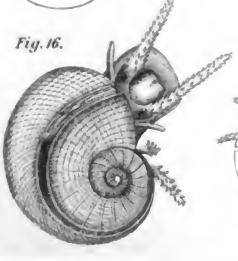


Fig. 17.

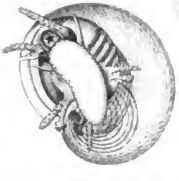


Fig. 15.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel II.

Habitusbilder. Rhipidoglossa.

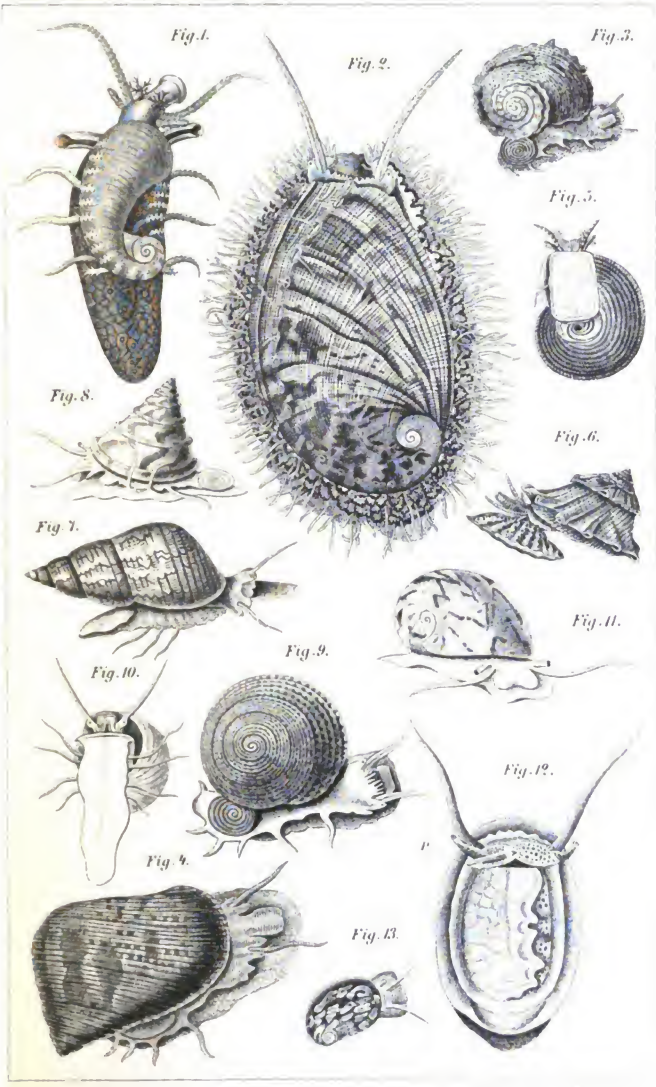
Digitized by Google

Fig.

1. *Gena laevis* Pease.
2. *Haliotis tuberculata* L. In Fig. 2, der besten, welche von *Haliotis* existirt, müsste das Epipodium hinten unterbrochen sein.
3. *Delphinula nigra* Reeve.
4. *Turbo radiatus* Gmel.
5. *Turbo torquatus* Tr. (= *stamineus*).
6. *Astralium stellare* Gmel.
7. *Phasianella bulimoides* Lam.
8. *Calliostoma zizyphinum* L.
9. *Trochus sandwichensis* Soul.
10. *Photinula magellanica* Gld.
11. *Nerita polita* L.
12. *Navicella elliptica* Lam., von unten. P. Penis.
13. *Neritina fluviatilis* L. von oben.

Fig. 1 nach Fischer und Tryon (nach Garrett). Fig. 2, 8, 11 nach Fischer (Deshayes, Woodward, Quoy). Fig. 3, 4, 12, 13 nach Bronn-Keferstein (Souleyet, Quoy, C. Pfeiffer). Fig. 5, 6, 7, 9, 10 nach Tryon (Quoy, Kiener, Souleyet).

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel III.

Habitusbilder.

Rhipidoglossa (Fig. 1, 2) **und Architaenioglossa** Haller. (Fig. 3—8 **Taenioglossa rostrifera** Bouvier, Fig. 9—12 **Taenioglossa semiproboscidifera** Bouvier.)

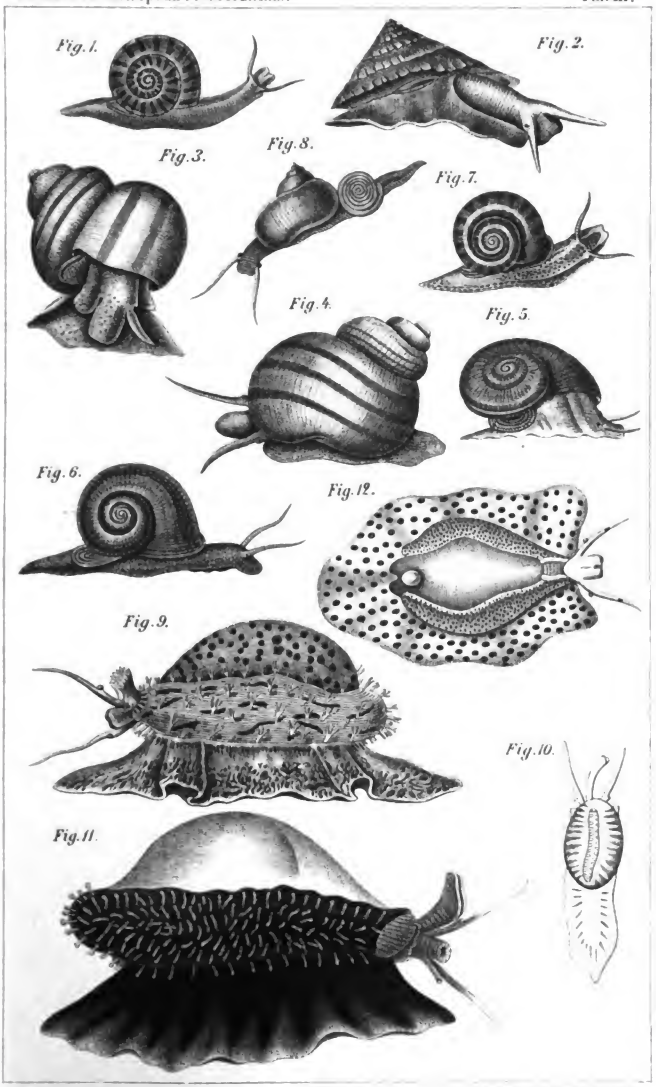
Digitized by Google

Fig.

1. *Helicina sandwichensis* Soul.
2. *Geotrochatella Nogieri* Dautzenberg et d'Hamonville.
3. *Paludina vivipara* ♂
4. Dieselbe, ♀
5. *Cyclotus Inca* d'Orb.
6. *Cyclophorus volvulus* Lam.
7. *Pterocyclus anguliferus* Soul.
8. *Leptopoma vitreum* Quoy et Gaimard.
9. *Cypraea tigris* Lam.
10. *Cypraea europaea* Montagn.
11. *Ovula oviformis* Lam. (= *ovum*).
12. *Ovula verrucosa* Linn., von oben.

Fig. 1, 5, 6, 7, 8, 9 nach Bronn-Keferstein (Souleyet, d'Orbigny, Quoy). Fig. 2 nach Dautzenberg et d'Hamonville. Fig. 3, 4 nach Brehm-O. Schmidt (Simroth). Fig. 10 nach Fischer (Forbes). Fig. 11, 12 nach Tryon (Kiener, Quoy).

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel IV.

Habitusbilder.

Taenioglossa. (**Brevicommissurate Neotaenioglossen** Haller.)
(**Taenioglossa rostrifera** Bouvier.)

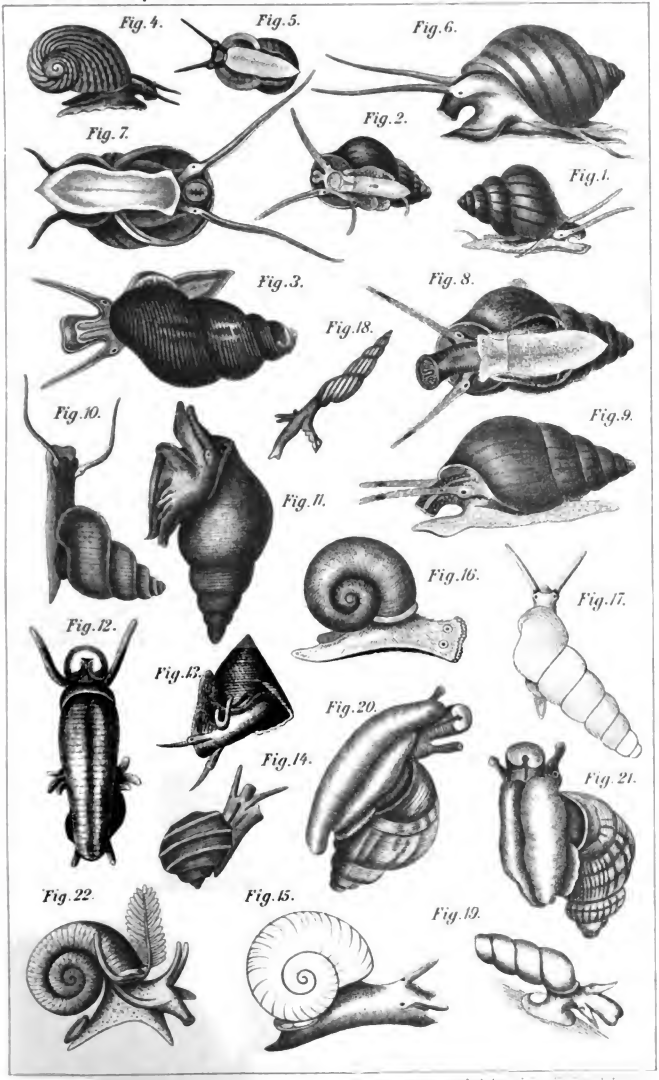
Digitized by Google

Fig.

1. *Rissoa inconspicua* Adler, von rechts.
2. Dieselbe, von unten.
3. *Rissoa proxima* Ad., von oben.
4. *Littorina obtusata* L., von rechts.
5. Dieselbe, von unten.
6. *Lacuna divaricata* Fabricius, von links.
7. Dieselbe, von unten.
8. *Hydrobia ulvae* Pennant, von unten.
9. Dieselbe, von links.
10. *Bythinia tentaculata* L.
11. *Litiopa melanostoma* Rang, von links.
12. Dieselbe, von unten.
13. *Modulus trochiformis* Soul.
14. *Fossarus ambiguus* L.
15. *Skenea planorbis* Forbes und Hanley.
16. *Homalogyra nitidissima* Forbes und Hanley.
17. *Acme lineata* Drap.
18. *Acicula striata* Quoy.
19. *Truncatella truncatula* Drap.
20. *Cyclostoma elegans* Müller, von unten.
21. Dasselbe, in einer anderen Phase der Bewegung.
22. *Valvata piscinalis* Müll.

Fig. 1—9 nach Meyer und Moebius. Fig. 10, 11, 12, 18, 22 nach Bronn-Keferstein (Reeve, Quoy, Moquin-Tandon). Fig. 13, 14, 15, 16 nach Tryon (Souleyet, Küster, Forbes und Hanley). Fig. 17 Original von P. Ehrmann. Fig. 19 nach Vayssière. Fig. 20, 21 nach Simroth.

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt in Leipzig

Digitized by Google

Erklärung von Tafel V.

Habitusbilder.

Taenioglossa. (**Brevicommissurate Neotaenioglossen** Haller.) (Fig. 1—10, 17—20 **Taenioglossa rostrifera** Bouvier, Fig. 11—16 **Taenioglossa proboscidifera holostomata** Bouvier.)

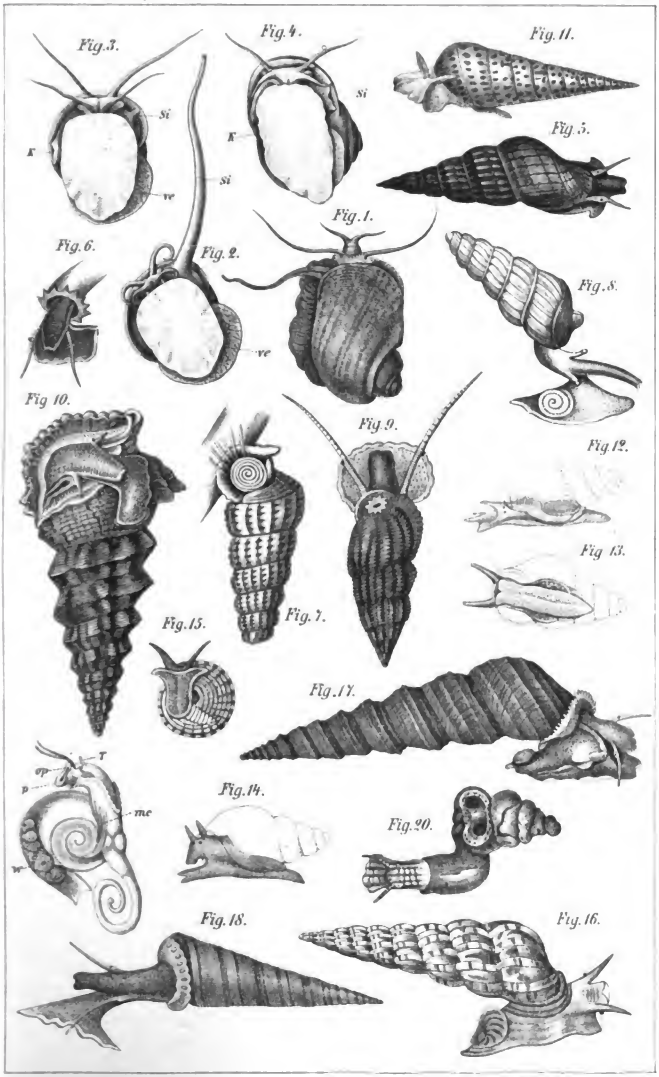
Digitized by Google

Fig.

1. *Ampullaria insularum* d'Orb.
   Für Fig. 2—4. *K* Oeffnung der Kiemenhöhle, *Si* Sipho, *cc* Deckellappen.
2. Dieselbe, von unten; an der Wand des Aquariums sitzend und Luft in die Lunge lassend.
3. Dieselbe, in gleicher Ansicht, Wasser in der Kiemenhöhle circuliren lassend.
4. *Lanistes bolteniana* Chemnitz, in der Lage wie 3. *K* Erweiterung des Mantels auf der rechten Seite, zum Ausathmen.
5. *Melania variabilis* Benson.
6. *Melania uniformis* Quoy et Gaimard. Vorderkörper.
7. *Cerithidea obtusata* Lam., an Schleimfäden aufgehängt.
8. *Aphanistylus Charbonnieri* Petit.
9. *Cerithidea violacea* Quoy et Gaimard.
10. *Cerithium laeve* Quoy et Gaim.
11. *Pyramidella maculata* Quoy.
12. *Odostomia rissoides* Hanley, von oben.
13. Dieselbe, von unten.
14. Dieselbe, von links.
15. *Torinia variegata* Gmel.
16. *Scalaria communis* Lam.
17. *Turritella duplicata* L.
18. *Turritella rosea* Quoy et Gaim.
19. *Vermetus triqueter* Phil.
20. *Vermetus pellucidus* Br. et Sowb. Ein Stück vom letzten Umgang der Schale ist entfernt. *mc* Spindelmuskel, *op* Deckel, *p* Fuss, *T* Kopftentakel; links daneben die Fusstentakel, *w* Eikapseln im letzten Umgange der Schale.

Fig. 1, 5, 6, 9, 10, 11, 18 nach Bronn-Keferstein (d'Orbigny, Souleyet, Quoy). Fig. 2—4 nach Fischer et Bouvier. Fig. 7, 8 nach Fischer (A. Adams). Fig. 12—14 nach Meyer und Moebius. Fig. 15, 16, 17, 20 nach Tryon (Quoy, Kiener, Br. et Sowb.). Fig. 19 nach Lacaze-Duthiers.

Digitized by Google



Digitized by Google

Rhipidoglossen.

Von den terrestrischen Helicinen scheint man bisher nur Weibchen secirt zu haben, so Bouvier (1303), Isenkrahe (1419), Jhering (132). Gleichwohl wird man kaum bezweifeln dürfen, dass das Männchen mit einem Copulationsorgan ausgestattet ist.

Bei den Neriten entspringt der cylindrische oder schlank conische Penis etwas wechselnd von der Stirnfläche (II, 12) oder von der Fühlerbasis. Es ist sehr bemerkenswerth, dass das Organ bei den fluviatilen Neritiden stärker entwickelt ist als bei den marinen Verwandten (1363).

Bei *Titiscania* (1069) liegt beim Männchen hinter dem rechten Fühler ein kleiner weisslicher Höcker oder eine Vertiefung für das Ende des Samenganges. Handelt sich's um einen rudimentären Penis?

Bei *Addisonia* ist ein grosser Penis vorhanden, der von der Basis des rechten Tentakels ausgeht. Das war einer der Gründe, warum Fischer die Gattung aus den Rhipidoglossen entfernt (Manuel, pag. 757). Der Grund ist hinfällig geworden durch Dall's neuere Entdeckungen (367). Danach hat *Cocculina spinigera* ein ganz ähnliches Begattungswerkzeug (XVI, 1), ebenso *Puncturella (Cranopsis) asturiana*; hier ist es klein, schlank, subcylindrisch; ebenso auch noch *Fissurella (Glyphis) fluviana*. Alle diese Formen haben flache, patellenartige Schalen und leben in tiefem Wasser. Bei verschiedenen Flachwasser-Fissurellen aber fand Dall (367, pag. 408) einen rudimentären, nicht mehr functionsfähigen Penis in Gestalt einer länglichen, nicht durchbohrten Papille an der Basis oder unmittelbar hinter dem rechten Fühler, links fehlend.

Dall zieht daraus den Schluss, dass ursprünglich die meisten, wo nicht alle flachschaligen Rhipidoglossen einen Penis besassen, dass dieser im flachen Wasser verloren ging, sich aber erhielt in der ruhigen Tiefe und in den Flüssen. Man könnte recht wohl die vorhin erwähnte Thatsache damit in Zusammenhang bringen, dass die Neriten, als rückgewanderte Formen des Meeres (?), das Organ in Rückbildung zeigen gegenüber den Neritinen. Man könnte aber noch weiter gehen und darauf hinweisen, dass Dall auch von einer Trochide, *Margarita imperialis*, einen kurzen, röhrenförmigen Penis hinter dem rechten Auge angiebt; ebenso von *Rimula* und *Trochus (Solariella) infundibulum* (367), und zwar soll er bei letzterem sehr klein sein und sich an der Basis eines grossen, längsgefurchten Epipodiallappens, der anscheinend als Samenleiter dient und den Jhering (49) mit entsprechenden Verhältnissen von *Ampullaria* und *Marsenia* vergleicht, öffnen; dann hätte man Grund für die Vermuthung, dass die anfänglichen Rhipidoglossen schlechthin einen Penis hatten und dass er sich in der Tiefsee noch am meisten bei den ursprünglichsten erhalten habe, bei den Fissurelliden.

Unter diesem Gesichtspunkte müsste der Penis als ein wesentliches Merkmal der Gastropoden von Anfang an

Digitized by Google

gelten, als ein Organ, welches unter dem Einflusse der Gezeitenzone mit ihrem Zwang zur sesshaften Lebensweise wieder verloren ging.

Betonen möchte ich, dass der Penis der Rhipidoglossen, soweit er vorhanden ist, vom Samenleiter durchbohrt wird.

Monotocardien.

Die in den Lehrbüchern, u. a. dem von Lang, verbreitete Angabe, den Pectinibranchien käme schlechthin ein Penis zu, bedarf, wie wir sehen werden, zahlreicher Einschränkungen. Das Organ fehlt nicht nur sesshaften Thieren, die keine Begattung ausführen können, wie *Vermetus* oder *Janthina*, die bei ihrer willenlosen Bewegung am Floss in gewissem Sinne als sesshaft betrachtet werden darf, sondern auch einer Anzahl ächter *Reptantia*. Festzustehen scheint nur von systematischem Werthe, dass alle Rhachi- und Toxoglossen die Ruthe haben, und zwar selbst dann, wenn sie sessil geworden sind, wie *Magilus*. Freilich wird sie verschieden angegeben, von Rüppell schmal, zugespitzt, am Ende keulig angeschwollen, während der ältere Carus (1201) nur eine knotige Anschwellung an dieser Stelle fand (Fischer, Man.) Aber selbst dessen Anwesenheit beweist, wie fest der Penis sich in die Organisation dieser Gruppen eingewurzelt hat.

Allgemein verbreitet scheint er ferner, worauf schon hingewiesen wurde, bei den Potamophilen zu sein, wenigstens bei denjenigen, die einen alten Besitztitel auf das Süsswasser haben, zu denen die Cerithiiden nicht gehören. Fraglich bleibt es gleichwohl bezüglich der Melanien, von denen Fischer (Manuel) eine Ruthe angiebt, während Bouvier keine finden konnte. Bemerkenswerth ist, dass abnorme Lagerung des Penis am meisten bei potamophilen Formen vorkommt *(Paludina, Ampullaria)*.

Eine andere wichtige Differenz betrifft die Zuleitung des Spermas. Die ursprünglichere Form ist wohl der solide Penis, auf dessen Aussenseite eine Flimmerrinne aufsteigt, — ursprünglich natürlich bloss als Neuerwerbung innerhalb der Gruppe. Hier bleibt die Flimmerrinne bis zu der neben dem Rectum gelegenen Genitalöffnung offen. Im anderen Falle ist der Penis central durchbohrt und der Samenleiter in ganzer Länge geschlossen. Es muss aber, im Gegensatz zu manchen Speculationen, darauf hingewiesen werden, dass weder innerhalb der engeren noch weiteren Gruppe Gesetzmässigkeit herrscht, ja dass die letztgenannte, höhere Form gerade vielen Thieren zukommt, welche man als niedere Ctenobranchien zu betrachten pflegt.

Eine weitere Complication wird, von übrigen Appendices abgesehen, durch einen basalen Auswuchs, wahrscheinlich ein Haftorgan (XVI, 5), erzeugt. Leuckart und Jhering nennen es bei den Heteropoden Flagellum, Gegenbaur Drüsenruthe. Die erstere Bezeichnung sollte man eigentlich fallen lassen wegen der landläufigen Anwendung für

Digitized by Google

einen inneren Ruthenanhang der Pulmonaten. Auch derartige Anhänge sind sprungweise verbreitet.

Somit gewinnt man den Eindruck, als wäre der Penis nicht nur bei abweichender Lage, sondern auch der normale hinter dem rechten Tentakel, eine von verschiedenen Gruppen selbständig gewonnene Neuerwerbung.

Allerdings ist v. Jhering zum Theil entgegengesetzter Ansicht und lässt die wechselnde Insertion durch Verschiebung entstehen. Dabei legt er auf die verschiedene Innervirung (s. u.) kein Gewicht, meint vielmehr, dass bald die eine Nervenwurzel das Uebergewicht erhalten oder atrophiren könne, bald die andere, bald auch ein anderes Ganglion bei stärkerer Verlagerung die Innervirung übernehmen könne.*) Trotzdem scheint auch er anzunehmen, dass das Organ nicht monophyletisch entstand.

Im Einzelnen steht's etwa folgendermaassen:

Die Entstehung des Penis innerhalb einer und derselben Gattung zeigt *Struthiolaria* (XVI, 2, 3), wo Bouvier am Ende der Flimmerrinne bei *S. nodulosa* nur ein minimales Anhängsel fand, bei *S. crenulata* dagegen eine lange Ruthe mit dorsaler Rinne, länger als der Körper, seitlich comprimirt. Damit ist der Weg angegeben, wie die Ruthe überhaupt zu Stande kommt. Bei den Stenoglossen lässt sich in der Ontogenie der Schluss der Rinne, also der Uebergang zum durchbohrten Penis beobachten.

Der Penis fehlt bei den sogen. Ptenoglossen, also *Janthina, Solarium, Scalaria*, ferner bei *Capulus, Hipponyx*, vielleicht bei *Litiopa*, bei den Vermetiden, Cerithiiden, Turritelliden und Melaniiden. (Nur Guérin hat 1839 für eine Species von *Melania* das Organ angegeben.)**)

Der gefurchte Penis ist constant bei den Struthiolariiden (XVI, 2), Chenopodiden, Strombiden (XVI, 15), Xenophoriden (XVI, 14), Tritoniiden und Doliiden (XVI, 13), also bei den longicommissuraten Neotaenioglossen Haller's. Für *Pteroceras* vergl. die Abbildung von M. F. Woodward (1501).

Bei vielen anderen Familien ist der Penis bald gefurcht, bald perforirt. Bei den ächten Littorinen ist er gefurcht und zwar bald einfach *(L. peruviana)*, bald mit drüsigen Excrescenzen versehen (XVI, 4), (ähnlich bei *Cassis* und *Terebra*), bei der verwandten *Littorinida Gaudichaudi* (XVI, 12) ist er durchbohrt, ebenso bei *Hydrobia* (1241). Bei *Littorinida* sitzen die drüsigen, fingerförmigen Auswüchse zu beiden Seiten. Bei *Cremnoconchus* ist er gross und abgeflacht. Unter den Hydrobiiden haben die Baicaliinen, Pomatiopsinen und ein Theil der Lithoglyphinen einen einfachen, die übrigen Lithoglyphinen, die Hydrobiinen und Bythiniinen einen gespaltenen Penis (Fischer, Man.) Auch Jhering betont

*) Hier kann die Entscheidung höchstens von der Entwickelungsgeschichte aus erhofft werden. Damit aber liegt sie noch im weiten Felde.

**) Guérin-Méneville, Magasin de Zoologie. II Sect. 1839. Classe V, pl. 70 (49).

Digitized by Google

diese Verhältnisse.*) *Tectarium*, eine Littorinide, hat den gefurchten Penis (von Quoy und Gaimard als Trochus pagodus angegeben), ebenso *Modulus* (XVI, 10). Bei den Calyptraeiden *Crucibulum*, *Infundibulum*, *Crepidula* und *Calyptraea* kommt ein ebensolcher vor; bei *Infundibulum* ist er minimal (1303). Die Naticiden verhalten sich verschieden, ebenso die Cypraeen; bei *Cypraea pyrum* ist er nach Poli, bei *Trivia europaea* nach v. Jhering perforirt, bei den von Quoy und Gaimard zergliederten Arten gefurcht.

Stylifer hat einen fühlerartigen, *Eulima* einen sichelförmigen Penis. *Velutina*, *Marsenia*, *Sycotypus*, die Cyclostomaceen, Valvaten und Paludinen haben die Ruthe durchbohrt. Bei den ersteren ist er sichelförmig. Den von *Cyclostoma* bezeichnet Bouvier als „pénis dorsal", er ist cylindrisch mit einer conischen Spitze (1394).

Von Cyclophoriden macht Fischer einige Angaben (1228). *Cyclosurus* hat einen langen, cylindrischen, am Ende regelmässig zugespitzten Penis; er ist in der Mitte geknickt, so dass das Knie nach hinten sieht. Wahrscheinlich streckt er sich bei der Paarung. Der Penis liegt bei *Amphicyclus* und *Neocyclotus* median und dorsal, bei *Clycophorus*, *Megalomastoma*, *Tomocyclus*, *Hybocystis* lateral „wie bei den Cyclostomatiden", bei denen er doch gerade von Bouvier als dorsal bezeichnet wird. Bei vier von fünf philippinischen Gattungen fand ich den Penis hinter dem rechten Fühler, durchweg kürzer als dieser, bei *Cyclophorus* als kurzen, spitzen Conus, ähnlich bei *Cyclotus*, bei *Leptopoma* etwas länger und hinten schwach concav, bei *Lagochilus* dagegen vorn concav und sichelförmig. Hinten und oben trug er eine deutliche Rinne bei *Cyclophorus* und einem *Lagochilus*. Bei *Cyclotus* war sie nur angedeutet, wie eine Nahtlinie über geschlossenem Canal, bei *Leptopoma* war die Rinne so tief, dass das Organ vielmehr wie ein hinten zusammengeklapptes Blatt erscheint. Eine Samenrinne war nicht deutlich, vielmehr schien das Vas deferens am Grunde der Penisrinne sich zu öffnen. Eine nähere Untersuchung wurde durch ungünstigen Erhaltungszustand vereitelt. Merkwürdigerweise gelang mir's nicht, unter einem Dutzend Pupinellen ein Individuum mit Begattungsorgan zu finden, daher ich geneigt bin, bei der auch sonst grossen Verschiedenheit, namentlich in der Schale, stärkere Abweichungen in der Organisation anzunehmen.

Paludina hat den rechten Fühler zum Penis umgebildet (III, 3); er ist verkürzt, verdeckt und vom Vas deferens durchbohrt, ohne dass das Auge afficirt wäre, ein „penis céphalique" nach Bouvier. Dieselbe Bezeichnung wendet er für *Calyptraea* an, wiewohl das Organ hinter dem Fühler liegt — der Innervirung wegen.

Bei den Ampullarien findet sich der Penis am Mantel („pénis palléal" Bouvier) über dem After. Jhering betrachtet's als eine

*) v. Jhering, Die Gattung *Paludestrina*. Nachrbl. d. d mal. Ges. XXVII. 1897 pag. 122—128.

Digitized by Google

einfache Verlagerung, nicht als Neuerwerbung. Nähere Beschreibungen liegen vor von Bouvier und Jhering. Nach Letzterem ist das Organ ein grosser, fleischiger Lappen am Mantelrande, mit einer Rinne, welche einen fadenförmigen Anhang aufnehmen kann (XVI, 5 und 6, *ap*). Das ist nichts anderes als die freie Verlängerung des Vas deferens und liegt in einem Sack an der Basis des Penis, die seine Scheide *(g)* darstellt. Sie hat nur eine Oeffnung an ihrem Grunde gegen den Penis hin, dessen Rinne sich in diese Basis der Scheide verlängert. Soweit ich Jhering verstehe, kann der ganze Penis in die Scheide zurückgezogen werden. Vergl. auch Bouvier's Figur (1363, Fig. 20).

Jhering stellt diesem Penis den der Marseniiden an die Seite, wiewohl er im Nacken liegt. Er ist ähnlich im Bau und kann gleichfalls zurückgezogen werden (1008). Bei den verschiedenen Gattungen wechselt er etwas in Bezug auf plumpen, wulstigen Umriss und Krümmung, wie aus Bergh's zahlreichen Abbildungen hervorgeht. Bisweilen scheint er vom Samenleiter mehr seitlich, bald mehr median durchbohrt zu werden (XVI, 17 und 18). Die Scheide kann demnach seitliche, flache Längslappen bilden. Die Spitze des Samenleiters, genau genommen der eigentliche Penis, kann aus der Oeffnung hervorsehen oder zurückgezogen sein u. dergl. m.

Die Heteropoden (XVI, 7, 8 und 9, IX, X) haben einen nicht retractilen, oft grossen, soliden Penis mit Flimmerrinne, darüber und dahinter aber sitzt ein zweiter Körperauswuchs, den Leuckart, wie erwähnt, als Flagellum, Gegenbaur (119) als Drüsenruthe bezeichnet (IX, 1, 4; X, 2, 4, 134—136). Der Penis der Atlantaceen ist ziemlich lang und cylindrisch. Aehnlich bei den Carinarien, doch kürzer, an der Basis dicker, oben zugespitzt, der Länge nach tief gespalten, so dass seine Ränder wellig zur Seite schlagen, S-förmig gebogen, in der Rinne violett pigmentirt. Bei vielen Pterotracheen ist er ebenso, bei anderen ganz kurz, an dem Ende verdickt oder tellerartig verbreitert, oder auch dreilappig. Der Anhang, innen hohl, hat am Ende eine grosse, längliche Drüse, die ein zähes Secret absondert. Bei den Atlantaceen ist er ein längerer oder kürzerer Cylinder, am Ende teller- oder napfartig erweitert oder ausgestülpt. Bei Carinarien ragt sie weiter vor als der Penis; ähnlich bei den Pterotracheen, aber ihr wimperndes, die Drüsenöffnung enthaltendes Ende ist stark verdickt und ragt auf langem cylindrischen Stiele wie ein sofort in die Augen fallender Knopf noch über die Schwanzspitze hinaus nach hinten. Wahrscheinlich dient dieser Anhang mit seiner Klebdrüse als Haftorgan bei der Copula.

Die Stenoglossen haben den Penis perforirt (49), mit zwei unvollkommenen Ausnahmen, den Volutiden und Harpiden. Bei *Voluta scapha* hat er nach Souleyet, bei *Lyria* nach Fischer (1390) eine Rinne, ebenso bei *Harpa minor,* während er bei *H. ventricosa* bald eine Rinne trägt, bald durchbohrt ist, nach Quoy und Gaimard. Bei *Concholepas*

Digitized by Google

bezeichnet ihn Bouvier als „pénis céphalique“ (1303). Nach demselben ist der Penis bei den verschiedenen *Terebra*-Arten wechselnd; bei *Terebra dimidiata* ist er ausserordentlich lang, nach hinten unter den Mantel geschlagen, beschreibt er fast zwei Umgänge, kürzer und dick bei *T. muscaria*. Bei den Cancellarien ist er enorm. Uebrigens passt Bouvier's Angabe, betreffend *Terebra dimidiata*, nicht ganz zu der Abbildung von Quoy (Bronn-Keferstein, Taf. 82, 8), wonach das Organ in mässigen Grenzen bleibt. Bei *Pleurotoma*, subgen. *Genota* ist er nach Dall sehr gross, gekrümmt, abgeflacht, cylindrisch, stumpf zugespitzt, bei *Pl. (Ancistrosyrinx) radiata* enorm, ebenso bei *Olivella mutica* ausserordentlich lang, in der distalen Hälfte stark verjüngt und mehrfach eingerollt (367).

Die Mündung des Vas deferens am distalen Ende des durchbohrten Penis ist bald einfach, wie bei *Littorinida*, *Onchidiopsis*, *Oliva*, bald liegt sie auf einer kleinen Papille, wie bei *Buccinum*, bald ist's ein länglicher Spalt mit welligen Rändern, wie bei *Conus* nach Bergh. Bei *Natica* folgt noch ein geisselartiger Anhang (XVI, 11), bei *Dolium* ein krallenartiger (XVI, 13). Die Strombiden haben noch einen keulenförmigen Anhang kurz unter der Spitze, so *Xenophorus* (XVI, 14), *Terebellum* und *Strombus* (XVI, 15 und 16). Die Bedeutung ist bisher unklar.

Höchst merkwürdig ist die von Paneth mitgetheilte Thatsache (237), dass sich bei *Pterotrachea coronata* nicht gar zu selten der Penis auch beim Weibchen findet (bei 3 Stück unter 28, also 11 %). Grobben stimmt mit Paneth darin überein, dass es sich um Uebertragung männlicher Charaktere auf's weibliche Geschlecht handelt. Kann man nicht auch an einen Rest von Hermaphroditismus denken?

Auf jeden Fall erfordern die Prosobranchien in Hinsicht des Copulationsorgans noch viele Arbeit.

Aenderungen der Körpergestalt in Folge von Parasitismus. Der Scheinmantel.

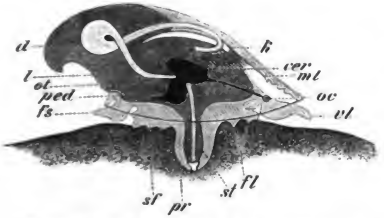
Hierher Arbeiten von Joh. Müller (Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Müll. Archiv. f. An. 1852), Baur (1065), Fischer (Monographie des Genres *Stilifer et Entoconcha*. Journ. de Conchyl XII, 1864), Huppé (1244), Graff (1109), Semper (Reisebericht, Ztschr. wiss. Zool. XIII, 1803 und die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, 1880), Verrill (816), Watson (1175 und von den Vorarbeiten part XVII, Journ. Linn. Soc. XVII, 1883), Völtzkow, Sarasin (1153), Voigt (1174), Schiemenz (1281), Lang (vgl. Anat.), Kükenthal (Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in den Molukken und Borneo. Abhdlgen Senckenb. naturf. Ges. XXII, 1896, pag. 47), dazu manche ältere, von Owen's Beschreibung an, die in Reeve's Conchologia ic. publicirt sind. Ich folge hauptsächlich Sarasin, Schiemenz, Lang und Kükenthal.

Digitized by Google

Wenn Prosobranchien auf oder in Echinodermen schmarotzen, erleidet ihr Leibesumriss alle möglichen Umwandlungen, die hier zu verfolgen sind.

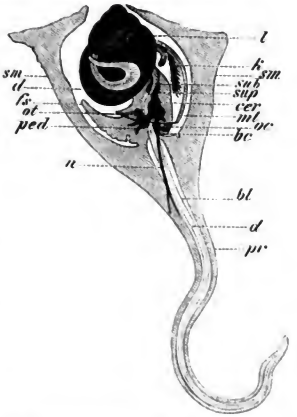
Man kann noch eine zweite Kategorie morphologischer Veränderungen aufstellen, entstanden durch Commensalismus mit Korallen, begründet durch Sesshaftwerden der Schnecke, wobei sie sich entweder von dem vergrösserten Korallenstock umwachsen lässt oder selbst einen Zweig umwächst. Diese Veränderungen betreffen äusserlich, soweit bekannt,

Fig. 28.



Thyca ectoconcha, von der Seite, durchscheinend gedacht. *cer* Cerebralganglion. *d* Darm. *fl* Falten. *fs* Fuss. *k* Kieme. *l* Leber. *ml* Mantel. *oc* Auge. *ot* Otocyste. *ped* Pedalganglion. *pr* Rüssel. *sf* Scheinfuss. *st* Schlundkopf. *vl* Kopffalte. (Nach Sarasin und Lang.)

Fig 29.



Stilifer linckiae, in derselben Ansicht wie Fig. 28. *bc* Buccalganglion. *bl* Blutraum. *cer* Cerebralganglion. *d* Darm. *fs* Fuss. *k* Kieme. *l* Leber. *ml* Mantel. *n* Rüsselnerv. *oc* Auge. *ot* Otocyste. *ped* Pedalganglion. *pr* Rüssel. *sm* Schein-*sub* Subintestinalganglion. *sup* Supraintestinalganglion. (Nach Sarasin, Lang und Pelseneer.)

hauptsächlich den Mantel und die Schale, bei der ich darauf zurückkomme (s. u.).

Von Echinodermen werden, so viel wir wissen, alle Classen durch schmarotzende Prosobranchien heimgesucht, mit Ausnahme der Ophiuren. Die Schmarotzer gehören, soweit sie noch durch eine Schale gekennzeichnet sind, wie es scheint, zwei Familien an, den Capuliden (s. u.) und den Eulimiden. *Eulima*-Arten bieten die ersten Uebergangsstufen; denn sie leben bald frei, bald kriechen sie auf dem Echinoderm umher, bald dringen sie in den Magen von Holothurien ein, hier lebhaft umhergleitend, bald endlich werden sie sesshaft auf der Haut und senken ihren langen Rüssel durch das Integument in die Leibeshöhle des Wirthes, um sich von dessen Säften zu ernähren. Durchweg sesshaft ist die vermuthlich verwandte Gattung *Stylifer*, die immer sessil auf einem Wirth auftritt und damit schon beträchtliche Umwandlungen durchmacht; am wenigsten vielleicht *St. orbignyanus* Huppé, der in den Stacheln eines *Phyllacanthus* gefunden wurde. Die betreffenden Stacheln des Cidariden

Digitized by Google

waren stark deformirt, etwa auf den fünften Theil verkürzt und kuglig geschwollen. In der Höhlung, welche zwei kleine Oeffnungen hatte, sassen zwei erwachsene Schnecken und einige Junge. Die meisten Arten stammen von Asteriden und Eulimiden aus dem Indic, Graff beschrieb eine als *Stylina comaticula,* die auf *Comatula mediterranea* schmarotzt, theils in der weichen Haut des Afterrohrs, theils in den Pinnulis. Fischer fand eine festsitzend in der Haut einer *Oneiraphanta*, einer Holothurie aus dem Atlantic in ca. 5000 m Tiefe. Die auf Echiniden sind wahrscheinlich Commensalen, die auf Asteriden und Holothurien dagegen Schmarotzer, sie senken ihren langen Rüssel in ähnlicher Weise ein wie die erwähnten Eulimen. Von den Capuliden ist das *Genus Thyca* gleichfalls ectoparasitisch, sessil und verändert; *Th. ectoconcha* Sar. (VI, 2 th.) senkt einen kurzen, schnauzenartigen Rüssel in die Haut des Wirthes, während die von Kükenthal neuerdings aufgefundene Art, wahrscheinlich *Th. crystallina* Gould, wiederum durch eine lange Proboscis die Säfte der *Linckia* ausnutzt. Während derartige sesshafte Formen noch Augen, Ohren, eine Kieme und den Rest eines Fusses besitzen, ist bei *Entoconcha* (*Helicosyrinx* Baur) und *Entocolax* alles Schnecken-artige nach Verlust der Schale so vollkommen verwischt, dass eigentlich nur auf die noch beschalten Embryonen der *Entoconcha* die Zugehörigkeit der schlauchartigen Alten zu den Gastropoden sich gründen lässt. Nachdem aber diese Feststellung vorliegt, kann man sich von den Anfängen aus die weitere Metamorphose mit einiger Wahrscheinlichkeit construiren, wie es Schiemenz gethan hat (Fig. 30).

Bei keinem von diesen Schmarotzern scheint der Rüssel beweglich zu sein, wenigstens nicht retractil, Kiefer und Radula fehlen. *Thyca* (VI, 2 th, 3, 144) hat die kurze Schnauze fest in der Haut von *Linckia* sitzen; an der Basis ist die Haut zu einer Scheibe verbreitert und legt sich dem Seestern fest an, als der Anfang eines Scheinmantels (Fig. 28). Ein rudimentärer deckelloser Fuss und alle übrigen Organe sind noch vorhanden, am Kopfe statt der Fühler nur Falten. An demselben Asteroiden schmarotzt *Stilifer Linckiae;* er ist ganz in dessen kalkiges Integument, das er zu pathologischer Wucherung anregt (VI, 2, *st*), eingesenkt und treibt das Peritoneum nach innen vor. Dabei hat sich der Scheinmantel stark vergrössert (Fig. 29), so dass er rings die ganze Schnecke einhüllt und nur über der Schalenspitze eine Oeffnung frei lässt. Er vermittelt auch hier die Verbindung mit den Geweben des Wirthes. Durch die Oeffnung kann das Athemwasser eintreten, es können die Auswurfstoffe, vielleicht auch die Geschlechtsproducte, eventuell Larven entleert werden. Sarasin's sprechen die Vermuthung aus (1153), der Scheinmantel möge aus dem vergrösserten Velum der Larve entstanden sein.

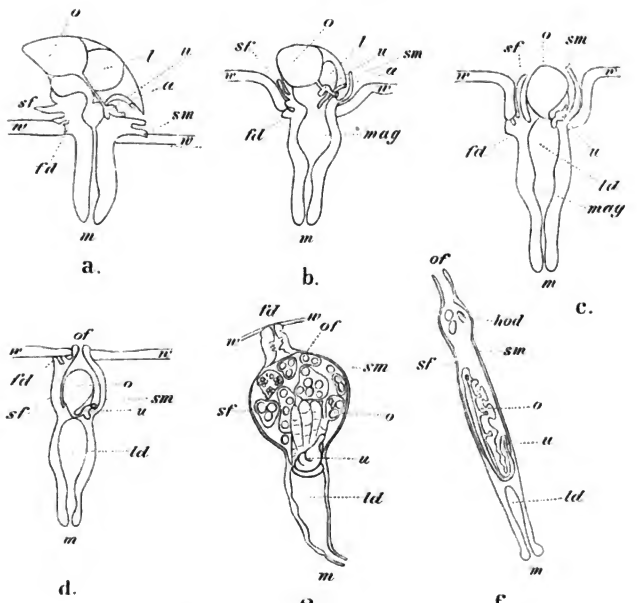
Aufmerksam möchte ich hier machen auf den abyssischen, von Watson (1175, Pl. XXXVII, Fig. 9) abgebildeten, aber nicht beschriebenen *Stylifer* von 1 cm Schalenlänge. Bei ihm ist offenbar kein Scheinmantel gebildet. Vielmehr sieht der Vorderkörper als ein kurzer,

Digitized by Google

vorn quer abgestutzter Cylinder aus der Mantelhöhle heraus; aus der Mitte seiner vorderen Endscheibe kommt der lange Rüssel heraus, scharf abgesetzt und von einer basalen Furche umgeben, also vermuthlich doch noch bis zu einem gewissen Grade retractil*).

Voeltzkow**) beschreibt eine noch unbenannte, wenige Millimeter

Fig. 30.



a—d Hypothetische Zwischenstufen zwischen *Thyca* und *Stylifer* einerseits und *Entocolax* andererseits. *e Entocolax Ludwigii*. *f Entoconcha mirabilis*. *a* After. *d* Darm. *fd* Fussdrüse. *hod* Hoden?. *l* Leber. *ld* Leberdarm. *m* Mund. *mag* Magen. *o* Ovarium. *of* Oeffnung des Scheinmantels. *sf* Scheinfuss. *sm* Scheinmantel. *u* Uterus *w* Körperwand des Wirthes. (Nach Schiemenz, Lang, Voigt, Baur.)

lange Schnecke (XVII, 1 und 2) aus dem Magen einer *Synapta* von Madagascar, dessen Wand sie mittels eines Rüssels durchbohrt. Der Rüssel, drei Mal so lang als die Schale, ragt in die Leibeshöhle des Wirthes. Das vordere

*) Nach Kükenthal's Auffassung (s. u.) müsste die Gattung als *Mucronalia* bezeichnet werden.

**) Voeltzkow, *Entovalva mirabilis*, eine schmarotzende Muschel aus dem Darm einer *Holothurie*. Nachtrag. Zool. Jahrb., Abtheilg. f. System. etc. V. 1890.

Digitized by Google

Drittel desselben ist etwas breiter, durch eine Einschnürung abgesetzt und mit unzähligen kurzen Stacheln (Haftorganen) versehen. Er kann noch völlig retrahirt werden. Augen sind vorhanden, ebenso ein wohl entwickelter, flimmernder Fuss, vorn durch eine Querrinne zweilappig, also wohl mit guter Vorderranddrüse. Gelegentlich trifft man die orangerothe Schnecke auch mit eingezogenem Rüssel aussen auf einer *Synapta* kriechend, vermuthlich weil sie durch einen früheren Wirth durch dessen Theilung frei wurde und nun auf der Suche nach einem neuen ist, in den sie per os einzudringen sucht.

Entocolax (1174) ist ein wurmförmiger Entoparasit im *Myriotrochus Rinckii*, einer Holothurie aus dem Behrings-Meer, an deren Leibeswand er mit einem Ende festsitzt (VI, 5, XVII, 8 und Fig. 30*c*)*). Schiemenz (1281) hat die Organe anders gedeutet und orientirt als Voigt, der erste Beschreiber. Danach ist das freie Ende die Mundöffnung; die Herleitung von *Thyca*-artigen Formen denkt sich Schiemenz so, wie er es in den schematischen Figuren (Fig. 30) ausführt. Die erste *(a)* würde noch ectoparasitisch sein. Mit weiterer Einsenkung würden sich der Scheinmantel und Scheinfuss vergrössern, bis sie den Eingeweidesack völlig umhüllen und schliesslich die Communication mit der Aussenwelt ganz aufgegeben würde (Fig. 30*d*). Mit dem Uebergange zum Entoparasitismus würden Schale, Fuss, Sinneswerkzeuge, Mantelhöhle nebst Kieme allmählich verschwinden. Ebenso würde der Darm After und Enddarm einbüssen und sich auf einen kurzen Magendarm reduciren, an dem die Leber als weiter Sack ansässe und den Vorderkörper ausfüllte. Dabei hält Schiemenz noch einen Unterschied zwischen Scheinfuss und Scheinmantel aufrecht, wie aus den Abbildungen hervorgeht, er lässt die Fussdrüse bei der Befestigung mitwirken und sich allmählich an das Hinterende verlagern. Doch lohnt es wohl nicht, diese rein hypothetische Construction weiter zu verfolgen. Bei *Entocolax* umhüllt der Scheinmantel die Geschlechtswerkzeuge, die ein Receptaculum seminis haben, und dient als Brutraum (es ist nur ein weibliches Stück bekannt geworden).

Die stärkste Umwandlung weist *Entoconcha* auf (Fig. 30*f*), die in *Synapta digitata* schmarotzt und sich mit einem Ende an deren Darm befestigt (VI, 1); das andere flottirt frei in der Leibeshöhe. Die Deutung ergiebt sich aus Schiemenz' schematischer Figur. Doch fehlt noch der Nachweis der Communication zwischen dem Ovarium und dem Innenraum des Scheinmantels, wie denn auch die Organisation durch Joh. Müller und Baur noch keineswegs genügend klargestellt ist (s. u.).

*) Soeben hat Ludwig die Auffindung einer neuen, äusserlich ähnlichen Form bekannt gemacht. („Eine neue Schlauchschnecke aus der Leibeshöhle einer antarktischen *Chiridota*." Zool. Anz. 19. Juli 1897.) Zwei Exemplare von 13 und 30 mm Länge sitzen im linken dorsalen Interradius ein Stück hinter dem Kalkringe in der Leibeswand. Sie sind schlauchförmig, mehrfach eingeschnürt und haben in einiger Entfernung von der Anheftungsstelle eine Auftreibung, die anscheinend Brut enthält.

Digitized by Google

Während der Drucklegung dieses Bogens ist Kükenthal's ausführliche Arbeit*) erschienen, deren Resultate ich noch einschalte.

Kükenthal fand bei Ternate einen Reichthum von parasitischen Schnecken an Echinodermen, die er zusammen an mehreren von P. und F. Sarasin gefundenen Formen von Celebes anatomisch auf ihre Umbildungen untersuchte. Es gelang ihm, die wunderlichen Eigenthümlichkeiten des Scheinmantels und Scheinfusses in ihren Uebergängen zu verfolgen und aufzuklären. Danach bilden die Ectoparasiten zwei Entwickelungsreihen. Die eine führt von *Eulima* durch *Mucronalia* zu *Stilifer*, die andere vermuthlich von *Hipponyx* zu *Thyca*.

Mucronalia, noch ohne Scheinmantel, hat eine porzellanweisse Schale, *Stilifer*, unter dem Scheinmantel, eine dünne durchsichtige. *M. eburnea* Desh. (von Deshayes als *Stilifer* aufgeführt) sass zwischen den Stacheln einer *Acrocladia*, durch deren Schale ein mehr als körperlanger Rüssel ohne Pharynx und Radula bis in die Nähe einer Darmwindung drang. Der Rüssel kommt aus einer langen Schnauze, die am Ende scheibenförmig verbreitert ist und sich aufs Engste dem Integument des Wirthes anschliesst (XVII, 3). Bei einer anderen *Mucronalia* von Celebes, die auf einer *Linckia* sass, war der eingedrungene Rüssel am Ende kolbenförmig geschwollen, indem zwischen Schlund und Haut ein weiter Blutraum lag (XVII, V). Wo die Schnauze die Oberfläche des Wirthes trifft, wird sie umgeben von einer kranzförmigen, nach oben umbiegenden Falte, dem ersten Anfang eines Scheinmantels. Bei *Stilifer celebensis*, der auf einem *Choriaster* sass, ist der letztere entwickelt, aber schmächtiger als bei *S. linckiae* Sar., nach oben verdünnt und noch drei Windungen der Spira freilassend. Der Blutraum zwischen Oesophagus und Rüsselwand fehlt. Der Fuss von *Mucronalia eburnea* ist wohl entwickelt, besteht aus mehreren Lappen, trägt ein dünnes Operculum und eine starke Fussdrüse. Letztere ist bei der anderen *Mucronalia* viel schwächer. Beide haben Tentakel, an deren Basis die Augen liegen. Bei *Stilifer celebensis* sind die Fühler, in denen die Augen liegen, rudimentär; die Fussdrüse fehlt. Der Scheinmantel dieser Thiere ist eine Schnauzenwucherung. Der Deckel fehlt, doch ist das Metapodium noch grösser als bei *St. linckiae*.

Von der anderen Reihe schmarotzt *Thyca pellucida* Kük. auf *Linckia miliaris;* sie sitzt in der Ambulacralrinne nach dem Munde zugekehrt, der Regel entsprechend. Die Schale, von der Form einer phrygischen Mütze mit höckerigen Längsrippen, trägt noch einen cylindrischen Apex von mehreren Umgängen, ebenso die von *Th. ectoconcha* Sar. (XVII, 6). Die rundliche, vorspringende Schnauze ist umgeben von einer Scheibe, mit der das Thier festsitzt. Dieser sogen. Scheinfuss entspricht nicht dem Scheinmantel, sondern dem wirklichen Prosobranchienfuss. Man

*) Kükenthal, Parasitische Schnecken. Abhandlgn. Senckenberg. naturf. Ges. XXIV. 1897. 3 Taf.

Digitized by Google

kann zwei seitliche Falten oder Wülste und hinten noch eine Metapodialfalte unterscheiden; auch die Partie des Kopfes vor der Schnauze betheiligt sich mit an der Anheftung und Bildung des Scheinfusses. Vor dieser Partie liegt noch eine Falte, welche die Augen trägt. (Man kann sie wohl jener cephalischen Epipodialfalte vergleichen, welche auch noch bei anderen Prosobranchien, z. B. *Janthina*, die Fühler verbindet.) Die Mantelhöhle ist sehr geräumig, die Speicheldrüsen sind schwach entwickelt, zum Unterschiede von *Th. ectoconcha*. Die Fussdrüse fehlt.

Auf demselben Seestern schmarotzt *Thyca crystallina* Gould; sie ist sehr viel grösser, die Schale ist 12 mm lang, dicker, dexiotrop, mit ähnlichem Apex. Der Scheinfuss ist eine stark gefaltete Scheibe, die sich den Skelettheilen des Wirthes anschmiegt. Eine hintere Falte entspricht dem Metapodium, doch ohne Operculum. Die Radula fehlt, die Speicheldrüsen sind enorm.

Ein *Hipponyx australis* sass fest auf Cidaridenstacheln. Die Organisation ist normal, mit Radula u. s. w. Im Magen fanden sich Massen von Diatomeen, vereinzelte Foraminiferen und zerbrochene Nadeln von Kieselschwämmen, welche die Stacheln inkrustiren.

Die Umbildungen, welche der Parasitismus bewirkt, ergeben sich aus dem Vorstehenden von selbst. Gegen Schiemenz' Ableitung der Binnenschmarotzer *Entocolax* und *Entoconcha* wendet Kükenthal ein, dass eine Anheftung mittelst der Fussdrüse nach seinen Befunden nicht wahrscheinlich ist (vergl. dagegen die Abbildung Voigt's von *Entocolax*). Die Rückverlagerung der Schnauze hängt mit der Rückbildung des Kopfes zusammen und diese mit der Rudimentation der Sinneswerkzeuge, wenigstens der Tentakel. Die Persistenz von Augen und Otocysten erklärt Kükenthal dadurch, dass die Jugendformen noch geraume Zeit frei leben. Das möchte ich für *Thyca* mit ihrem Apex gelten lassen. Von *Muronalia eburnea* dagegen giebt Kükenthal selbst an, dass sich in einem Falle unmittelbar neben der erwachsenen Schnecke noch eine junge angesiedelt hatte und deutet es auf Viviparität.

6) Die Schale.

Im Allgemeinen liegt der Vorderkiemenschale eine einfache Conchospirale zu Grunde, von der aber sehr viele Abweichungen vorkommen, theils Unregelmässigkeiten, theils Reductionen. Die Reductionen können zur Ueberwachsung durch den Mantel führen, so dass die Schale eine innere wird, sie können völligen Verlust bewirken. Die Unregelmässigkeiten betreffen bald den Anfang des Gewindes, den Nucleus oder Apex, bald später eintretende Abweichungen. Im ersteren Falle könnte man schwanken, ob man als Norm die Aufwindung der Schalenspitze oder Embryonalschale ansehen soll. Hier aber ist es durchaus fraglich, ob das biogenetische Grundgesetz zu Recht besteht, ob also die anfängliche Form, die der Larvenschale, wirklich die ursprüngliche Gestalt darstellt

Digitized by Google

oder ob sie nachträglich erworben wurde. Abgesehen davon, dass sich Gründe für die letztere Auffassung beibringen lassen (s. u.), verlangt es doch die Praxis, dass man zunächst nur die ausgewachsene Schale im Grossen und Ganzen betrachtet und alle Besonderheiten secundär anfügt.

Die allgemeine Form (Conchospirale).

Indem ich an die allgemeinen Bemerkungen (S. 34 ff.) anknüpfe, komme ich nochmals auf die von Keferstein befürwortete Listing'sche Unterscheidung der Schneckenlinien in dexiotrope und laeotrope oder in δ- und λ-Spiralen zurück, aber nur, um sie womöglich zurückzuweisen. Listing nennt diejenige Spirale eine dexiotrope, welche in dem Sinne der scheinbaren Bewegung der Sonne oder des Zeigers einer Uhr die Axe umläuft oder bei der man, wenn man ihre Windungen hinaufsteigt, die Axe zur Rechten hat. Dexiotrop braucht also Listing in demselben Sinne, wie de Candolle rechts. Vergleicht man aber das schlank-conische Axenorgan einer Pflanze mit einer conischen Schneckenschale, so leuchtet als wesentlichste Differenz ein, dass das Wachsthum des Schneckenhauses von der Spitze ausging, das der Pflanze aber von der Basis aus, daher es kaum berechtigt sein dürfte, beide mit demselben Maasse zu messen. Genetisch steigt das Wachsthum der Schale eben nach der Mündung zu abwärts. Daher dürften sich nur noch die in den allgemeinen Sprachgebrauch aufgenommenen und von der Spitze des Gehäuses aus rechnenden Ausdrücke „rechts- und linksgewunden" empfehlen.

Als praktische Berechnungen der Conchospirale nach dem Windungsquotienten führe ich für Vorderkiemer nur dieselben Beispiele an, welche bereits Keferstein zusammengestellt hat.

Bei *Solarium perspectivum* maass Naumann folgende Reihen von Windungsabständen, die nach dem Quotienten 2/3 fortschreiten, wie die danebengestellten nach diesem Quotienten berechneten Zahlen erweisen:

im grossen Halbmesser		im kleinen Halbmesser	
gemessen	berechnet	gemessen	berechnet
4,65 mm	4,65 mm	3,60 mm	3,60 mm
3,25	3,10	2,45	2,40
2,05	2,06	1,00	1,00
1,30	1,38	1,05	1,06
0,90	0,92	0,75	0,71
0,60	0,61	0,50	0,47

Die Uebereinstimmung ist eine hochgradige.

Bei vielen Schalen fand Naumann seine Ansicht von dem Dasein zweier Quotienten an den Windungen bestätigt, so bei *Natica, Sigaretus*, wo die letzten Windungen einen grösseren Quotienten als die sehr kleinen inneren hatten.

An *Turritella imbricata* aus dem Tertiär von Paris maass Naumann folgende zehn Windungsabstände von unten nach oben:

Digitized by Google

Windungsabstände gemessen	Windungsabstände berechnet	nach
6,45 mm	6,38 mm	6/5
5,45	5,32	—
4,50	4,34	—
3,70	3,69	—
3,05	3,08	—
2,55	2,57	Uebergang
2,00	2,00	7/6
1,70	1,71	—
1,40	1,47	—
1,20	1,26	—

Die ersten fünf Windungen sind also eine Conchospirale mit dem Quotienten 6/5, die sechste ist eine Uebergangswindung und die obersten vier haben den Quotienten 7/6.

Bei einem *Cerithium lignitarum* aus Mähren fand Naumann ebenfalls eine Diplospirale:

Windungsabstände gemessen	Windungsabstände berechnet	nach
0,70 mm	0,71 mm	7/6
1,00	1,00	—
1,40	1,40	—
1,95	1,96	—
2,55	2,61	4/3
3,00	3,48	—
4,75	4,64	—

Bei einem anderen, längeren Exemplar fanden sich die letzten Windungen mit dem Quotienten 7/6, nachdem vorher 4/3 und zu Anfang 7/5 der Quotient gewesen war, so dass die Windungen eine Triplospirale bildeten, deren Quotienten nach dem Ende zu abnahmen.

Bei *Conus litteratus* L. fand Sandberger folgende successive Durchmesser und dazu gehörige Quotienten einer logarithmischen Spirale:

Axe I Successive Windungsabstände	Quotienten	Axe II Successive Windungsabstände	Quotienten
3,25	—	2,99	—
2,78	7/6	—	7/6
2,36	7/6, 7/5	2,56	—
2,00	7/6, 6/5	2,14	6/5
1,67	6/5	1,80	6/5
1,39	6/5	1,51	6/5
1,18	7/6, 6/5	1,25	6/5
0,99	6/5	1,06	6/5
0,86	8/7	0,89	6/5
0,70	5/4	0,74	6/5
0,59	5/4	0,61	6/5
0,48	7/6	0,52	7/6

Es herrscht hier also der Quotient 6/5 vor.

Digitized by Google

Aus diesen Beispielen ergiebt sich, dass die Continuität der Aufwindung weniger gesetzmässig sich vollzieht, als es auf den ersten Blick den Anschein hat. Man hat jedoch leider noch keinen Anhalt für die Beurtheilung der Schwankungen des Quotienten. Kommen Schwankungen in der Ernährung in Betracht? oder Jahreszeiten und Temperaturen? oder die Ausbildung der Genitalorgane? Wir wissen es nicht.

Als Gewinde oder Spira bezeichnet man gewöhnlich die Schale mit Ausnahme des letzten, meist am stärksten erweiterten Umganges.*)

In Bezug auf die Höhe des Gewindes, welche in den voranstehenden Berechnungen ganz ausser Betracht geblieben ist, kann man wohl dreierlei Grundformen aufstellen:

a. kuglige oder normal-conische Schalen, bei denen die Höhe ungefähr gleich ist dem Querdurchmesser des letzten Umgangs,

b. niedergedrückte oder abgeflachte, bei denen sie kleiner ist,

c. hohe, schlank-conische bis thurmförmige, bei denen sie grösser ist.

Unter den Docoglossen finden sich nur flache, napfartige Schalen, die insofern ein besonderes Interesse verlangen, als im Allgemeinen an dem einfachen, meist schiefen Hohlkegel keine Spur von Aufwindung mehr zu sehen ist. Die Spitze liegt central oder etwas excentrisch, im letzten Falle vor der Mitte. Sie ist dann ein wenig nach vorn gekrümmt.

Die Rhipidoglossen haben entweder kugelige, oder normal kegelige, oder aber flache Schalen, die bei Cocculinen und Fissurellen ebenfalls den letzten Gewinderest verlieren oder hohlkegelförmig werden können. In diesem Falle pflegt aber die Spitze hinter der Mitte der Medianlinie zu liegen.

Bei den Monotocardien findet sich der grösste Reichthum von ab-

*) Fischer (Man.) unterscheidet folgende Modificationen der Schale:

A. Ausgewachsene Schale, nicht spiralig:

a. conisch oder patellenförmig *(Patella)*,
b. kahnförmig *(Navicella)*,
c. schildförmig *(Scutum)*,
d. röhrenförmig *(Caecum)*.

B. Schale spiralig, mit abgelösten, letzten Umgängen (Vermetiden).

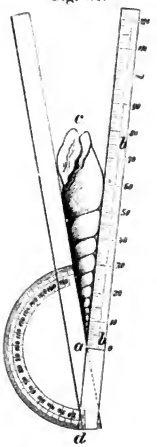
C. Schale, regelmässig spiralig, mit sich berührenden Umgängen:

a. verlängert oder thurmförmig *(Turritella, Terebra)*,
b. cylindrisch (bei den Prosobranchien nicht rein vertreten), am meisten wohl noch bei Pupinen und Moitessierien,
c. kurz oder eingedrückt *(Helicina)*.
d. kuglig *(Dolium)*,
e. niedergedrückt *(Solarium, Bifrontia)*,
f. scheibenförmig *(Homalogyra, Bellerophon)*,
g. eingerollt, die Mündung so lang als die Schale *(Cypraea)*,
h. spindelförmig, an beiden Enden verjüngt *(Fusus)*,
i. trochiform, kegelförmig mit flacher Basis *(Trochus)*,
k. kreiselförmig, kegelförmig mit convexer Basis *(Turbo)*,
l. ohrförmig, mit sehr grosser Oeffnung und kurzer Spira *(Haliotis)*.

Digitized by Google

geflachten (selbst inneren) bis zu schlank thurmförmigen Schalen. Die letzteren trifft man in den verschiedensten Gruppen, wo sie auf unabhängiger Erwerbung beruhen, mit allmählicher Steigerung etwa bei Melanien, Scalarien, Eulimiden, Turritelliden, Cerithiidien, Terebriden.

Fig. 31.



Helicometer.
(Nach d'Orbigny.)

Für Schalen, deren Windungen sich regelmässig erweitern, deren Gewinde also gleichmässig conisch ist, kann man den Grad der Zuspitzung praktisch mit Hilfe von d'Orbigny's Helicometer bestimmen (Fig. 31). Die zu messende Schale wird zwischen die beiden Schenkel gelegt, dass sie die von den Umgängen gebildete Kegelfläche berühren, und am Gradbogen liest man unmittelbar den Winkel an der Spitze des Kegels (angle apical d'Orb.) ab, in unserer Figur etwa 15°. Bei den thurmförmigen Schalen ist dieser Winkel nach d'Orbigny bei den einzelnen Species verschieden, in derselben Art schwankt er aber nur um einige Grade, so dass er oft ein wichtiges Artmerkmal sein kann, wenn er auch nicht gerade häufig als solches Verwendung gefunden hat.

Das Extrem der Abflachung wird verschieden erreicht, entweder wie bei den Diotocardien infolge von Sessilität, wobei also eine flache kegel- oder napfförmige Schale entsteht (Capuliden, Hipponychiden, *Concholepas*), oder durch Niederdrücken des völlig erhabenen Gewindes in eine Ebene. Hier wird Raum geschafft durch Herabdrängen an der Basalseite, so dass der letzte Umgang allein einen Kegel bildet, dessen Spitze entgegengesetzt, unterhalb des grössten Schalenquerschnittes liegt, bei den Coniden, oder aber die früheren Umgänge vollständig einschliesst. Auch diese involute Schale taucht bei ganz verschiedenen Formen auf, bei den Cypraeiden und Strombiden, Doliiden, Olividen, wenn auch in vollendeter Form nur bei den Cypraeen, die danach geradezu Involuten genannt werden. Die lang kegelförmige Schale wird nahezu cylindrisch bei den Truncatellen.

Besondere Beachtung erheischt das Verhältniss der Umgänge zur Axe der Schale, zur Spindel oder Columella. Es kommt nicht in Betracht in den wenigen Fällen, bei denen die Umgänge sich gegenseitig nicht berühren, wie bei den Scalarien. Bei dem Gros hat man zu unterscheiden, ob die Umgänge sämmtlich mit ihrer inneren Seite unmittelbar an diese Axe stossen oder in einem geringeren oder grösseren Abstande von derselben bleiben. Im ersteren Falle ist die Spindel solid, im letzteren offen, so dass ein mittlerer Canal sich von der Basis bis unter die Spitze erstreckt. Wenn dieser eng bleibt, heisst das Gehäuse genabelt (s. u. Fig. 42). Der enge Nabel kann wiederum

Digitized by Google

durch einen Mündungslappen verdeckt werden. Diese Fälle bedingen Schwankungen im Quotienten. Auf der anderen Seite kann die Spindel eine regelmässig conische, nach unten erweiterte Höhlung darstellen, am schönsten bei *Solarium*, das man wohl auch als weitgenabelt bezeichnet. Das Extrem wird gegeben durch völlige Herabdrückung des Gewindes in eine Ebene, wobei der Hohlkegel der Spindel allmählich immer flacher wird und schliesslich verschwindet. Eine solche Form ist die Regel bei den beschalten Heteropoden, Atlantiden, *Carinaria, Cardiapoda, Pterosoma;* unter den Reptantien ist sie viel seltener, *Skenea* hat sie. Sie findet sich aber auch in einer und derselben Familie mit ungenabelten Schalen zusammen und zeigt dann deutlich die Art der Entstehung bei den Ampullarien und Valvaten. Ueber die Resorption der Spindel bei Neritinen u. a., s. u.

Stärkere Unregelmässigkeiten der Conchospirale. Alloiostrophie.

Am leichtesten scheint die Richtung der Aufwindung bei den Schalen abzuweichen, deren Umgänge sich nicht berühren, doch bleiben

Fig. 32.

Prosobranchien mit regelmässig losgelöstem Gewinde. *a, b Ditropis ingenua* Böttger. *c, d D. Moellendorffi* Böttger. *e Cyathopoma cornu* Mf Sämmtlich vergrössert. (Nach Böttger und Cooke.)

unter diesen die Scalarien zumeist normal. Es kommt häufig genug vor, dass auch Schalen, deren Umgänge aneinanderstossen, sich loslösen und in anderem Sinne weiter wachsen. Am wenigsten neigen dazu die ungenabelten Gehäuse, welche sich fest an eine ideale Mittelachse legen.

Als Beispiel für eine normale Ablösung in einer Ebene kann *Cyathopoma cornu* gelten (Fig. 32 *e*). Ausschliessen könnte man manche *Ditropis*-Arten (Fig. 32 *a—d*), z. B. *D. ingenua* Böttger und *D. spiralis* Böttger*), wobei die Auflösung einer weitgenabelten Schnecke in eine solche mit abgelöstem Gewinde innerhalb derselben Gattung zu verfolgen ist. Bei *Daronia subdisjuncta H. Ad.* löst sich aus dem flachkugeligen Gehäuse die letzte Windung los**), bleibt aber in der

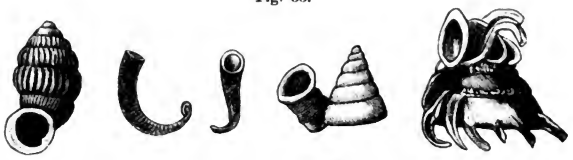
*) Böttger, Ad. Strubell's Konchylien aus Java II und von den Molukken. Ber. der Senckenb. nat. Ges. 1891.

**) Cosmo Melvill and Sykes, Marine Shells from the Andaman Islands. Proc. malacol. Soc. London. II. 1897.

Digitized by Google

Richtung. Bei Landschnecken kann das Gleiche eintreten, doch mit der Abweichung, dass der abgelöste Theil sich bald weiter nach unten entfernt, wie bei *Diancta torta* Böttger (Fig. 33*a*), bald in entgegengesetztem

Fig. 33.



a b c d e

Prosobranchien mit frei abgelöstem letzten Umgange. *a Diancta torta* Böttger. *b, c Cyclosurus Mariei* Morel. *d Opisthostoma Cookei* E. A. Smith. *e Opisthostoma grandispinosum* Godwin-Austen. (Nach Böttger und Cooke.)

Sinne auf das Gewinde hinaufschlägt, wie bei *Opithostoma* oder *Strophostoma* (Fig. 33 *d*, *e*). Dall führt diese Abweichung auf den Zug zurück, welchen der schwere Eingeweidesack bei der Geschlechtsreife auf das an senkrechten Flächen kriechende Thier ausübt. Am stärksten wird eine derartige Anomalie unter den Landformen bei *Cyclosurus* (Fig. 33 *b*, *c*). Sie findet ihre Parallele unter den marinen bei den kleinen Caeciden (XX, 2, 3), bei denen allerdings eine weitere Complication eintritt durch Abwerfung der älteren Schalentheile (s. u.). Ein sehr auffallendes Beispiel bietet das minimale *Ctiloceras cyclicum* Watson (1175, pag. 405), welches der Autor fraglich und wohl sicherlich mit Unrecht zu *Vermetus* zieht. Auch *Oxygoceras* Brus. gehört hierher, von alten Formen der zu den Solariiden gerechnete *Eccyliomphalus*. Bei den Vermetiden ist der ältere Theil regelmässig gewunden, dann löst sich die Schale ab und verlängert sich in beliebiger, oft wechselnder Richtung (Fig. 34) infolge von Befestigung an der Unterlage, sei es ein Stein, sei es ein fremder Organismus oder Artgenossen, in welchem Falle bisweilen labyrinthische, bizarre Gruppen entstehen. Unter denselben Gesichtspunkt gehört *Magilus*, der nach der Fertigstellung einer normalen Kegelschale an die Mündung ein gerades Rohr anfügt, um von den Korallen, zwischen denen er sitzt, nicht überwachsen zu werden (s. o.).

Fig. 34.

Siliquaria (Tenagodes) anguina Lam.

Alle derartigen Formen habe ich als alloiostrophe Schalen bezeichnet (S. 38).

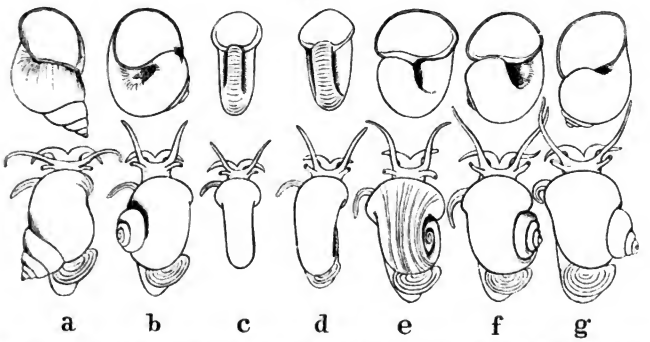
Digitized by Google

Links gewundene und hyperstrophe Schalen.

Die Prosobranchien sind mit sehr wenigen Ausnahmen rechts gewunden. Bisweilen ist eine Art innerhalb einer rechts gewundenen Gattung entgegengesetzt, z. B. *Fulgur perversus* L. Sonst kommt, aber selten genug, individueller situs perversus vor. Interessant ist wohl die Beziehung links gewundener Exemplare von *Turbinella pyrum* und *T. rapa* zur indischen Mythologie.*)

Anders verhält sich's mit Schalen, die nur scheinbar links gewunden sind, da sie einen rechts gewundenen Weichkörper enthalten. Sie be-

Fig. 35.



Formen von normalen und linksgewundenen Ampullarien, oben von der Mündung, unten vom Rücken aus gesehen. Die Weichtheile sind schematisch eingezeichnet. *a Ampullaria purpurea* John. *b A. (Lanistes) bridenianu* Chemn. *c A. (Ceratodes) chiquitensis* d'Orb. *d A. (Ceratodes) rotula* Mess. *e A. crocostoma* Phil. *f A. gevana* Sam. *g A. Swainsoni* Ph. (Nach Lang.)

treffen die Ampullarien. Man kann diese Formen als ultra-rechts oder als hyperstroph bezeichnen. Sie entstehen dadurch, dass das Gewinde einer rechts gewundenen Schale sich immer mehr abflacht, so dass die Schale in einer Ebene aufgerollt ist. Dann aber kann der Process noch weiter gehen und das Gewinde auf der anderen Seite, wo ursprünglich der Nabel lag, wieder hervorbrechen, so dass jetzt an der Nabelseite ein falsches Gewinde und an der Gewindeseite ein falscher

*) A. Locard, Histoire des Mollusques dans l'antiquité. Mém. de l'Acad. des sc. etc. de Lyon XXVII. 1885. „Ein Begleiter von Rāma wurde nach der Legende bei der Fahrt durch Ceylon von einem Rakshasa, einem Dämon, verfolgt, tauchte ins Meer und fand Schutz in einer links gewundenen Schnecke." Im Januar pflegten Tausende von Eingeborenen, die dem Brahmanismus treu geblieben waren, bei Tutikorin an die Küste zu kommen, um bei der Fischerei womöglich die glückbringende heilige Schnecke zu erbeuten. Die Holländer, welche die Turbinellen industriell verarbeiten (s. u.), verkauften die seltenen links gewundenen Exemplare um hohen Preis, 1882 noch eins für 450 Rupien.

Digitized by Google

Nabel zu Stande kommt. Lang hat den Uebergang an sieben Ampullariiden erläutert (Fig. 35).

Ampullaria Swainsoni Ph.? *(g)* und *A. gevana* Sam. *(f)* sind rechts gewunden mit deutlich vorragendem Gewinde. *A. crocostoma* Ph. *(e)* hat ein flaches Gewinde, *A. (Ceratodes rotula* Mss. *(d)* und *A. (Ceratodes) chiquitensis* d'Orb *(c)* besitzen schon ein durchgedrücktes oder vertieftes Gewinde, aber trotzdem noch einen ächten Nabel auf der Nabelseite. Bei *A. (Lanistes) bolteniana* Chemn. *(b)* und noch mehr bei *A. purpurea Jon. (a)* tritt das durchgedrückte Gewinde als falsche Spira frei vor, und an der Gewindeseite befindet sich jetzt der Nabel.

Der Apex. (Alloio- und Heterostrophie.)

In vielen Fällen ist die Gehäusespitze vollkommen von der übrigen Spira verschieden, so dass beide absolut verschiedenen Thieren anzugehören scheinen. In der That hat man wohl oft genug Jugendformen, die über die Bildung der ersten Embryonalwindungen oder des späteren Apex noch nicht hinausgekommen waren, unter ganz anderen Gattungsnamen und an anderer Stelle in das System eingefügt. Wenn die Erscheinung streng genommen unter das Kapitel von der Ontogenie (s. u.) gehört, so ist doch der Apex ein bleibendes Merkmal, welches auch der erwachsenen Schale anhaftet.

Wahrscheinlich kommt ein abweichender Apex viel mehr Gattungen zu, als wir bis jetzt wissen. Doch wird er bei involuten Gehäusen von späteren Umgängen verdeckt; und wo er frei liegt, ist meist die Spitze als der älteste Schalentheil nicht mehr intact, daher der Nachweis nur zufällig gelingt. Eine Anzahl von Charakterformen ist auf Taf. XXI zusammengestellt.

Die Differenz zwischen der Spira und ihrer Spitze ist am leichtesten zu verstehen unter der von mir gemachten Annahme, dass die Larve, welche den Apex erzeugte, eine andere Lebensweise führte, als die älter werdende Schnecke, dass jene pelagisch war, während diese kriechend am Boden haust (1163).*) Die grosse Anzahl verschiedener Larven, welche in den wärmeren Theilen des Atlantic planktonisch gefischt wurde, spricht dafür, im Zusammenhalt mit der Thatsache, dass von einer Anzahl der pelagischen Jugendformen die Zugehörigkeit zu littoralen Arten festgestellt ist, eben durch die Uebereinstimmung des

*) Dall ist vor mir, ohne dass ich seine Arbeit, in der die Bemerkungen versteckt sind (367), genau kannte, betreffs mancher Formen zu einer ähnlichen Ansicht gelangt. Andererseits macht er darauf aufmerksam, dass der Apex oder Nucleus bei Tiefseeformen oft kräftiger entwickelt ist und weitere Windungen hat, als bei solchen aus flachem Wasser. Er denkt daran, dass in der Tiefe bei geringeren Gefahren in einer Eikapsel weniger Junge heranzuwachsen brauchen und daher grösser werden können. Mir will scheinen, dass sich die Grösse auf längeren Aufenthalt im freien Meere, also auf ein enpelagisches Larvenstadium zurückführen lässt. Für die Entscheidung solcher feineren Probleme fehlt es bis jetzt an Unterlagen.

Digitized by Google

Apex. Bei manchen dieser Jugendformen kann man wiederum einen Unterschied feststellen zwischen dem ersten mehr kugeligen oder structurlosen Umgang und den wenigen darauf folgenden Windungen, welche zumeist schon irgend welche Differenzirungen in der Schalenwand und Sculpturen auf der Oberfläche tragen. Bei einer pelagischen Larve fand ich die Prosopoconcha kugelig, die Embryonoconcha setzte sich davon bereits apexartig ab als ein kleiner schlanker Krummstab, der als freie Spitze herausragte (1163, Taf. VII, Fig. 1—3). Man kann wohl annehmen, dass die Embryonoconcha bereits innerhalb des Eies gebildet wurde, die Umgänge der Prosopoconcha aber während der pelagischen Larvenzeit. Unter diesem Gesichtspunkt kann man an einer Schale unter Umständen drei Abschnitte unterscheiden, die Embryonoconcha oder die äusserste Spitze, die Prosopoconcha oder die Larvenschale und die Teleoconcha oder die definitive Schale. Die ersten beiden bilden den Apex. Es ist selbstverständlich, dass in den wenigsten Fällen an einer erwachsenen Schale nur schwer noch Embryono- und Prosopoconcha sich auseinanderhalten lassen, und meines Wissens ist es noch nicht geschehen.

Der Apex ist am leichtesten erkennbar, wenn er gegen die Teleoconcha nicht nur alloiostroph, sondern sogar heterostroph ist, also links gewunden. So ist es namentlich bei den *Odostomia-(Turbonilla-)*Arten (XVI, 3 und 4), bei *Mathilda,* bei *Solarium peracutum* (367). Alloiostroph ist er bei Cypraeiden, speciell bei *Pedicularia* nach Dautzenberg (377), wo dem definitiven Gewinde eine fremdartige Spira schräg aufsitzt (XXI, 1). Bei den Formen, wo die Teleoconcha ihrer Richtung nach die Fortsetzung der Prosopoconcha bildet, ist die Feststellung eines besonderen Apex dann schwierig, wenn auch die Structur des Apex allmählich in die der übrigen Spira übergeht. Bisweilen aber macht sich ein scharfer Absatz geltend durch den erhaltenen, oft bizarren Mundraum der Larvenschale, wie bei den Purpuriden (XXI, 9). Oder der Apex hat ein dunkleres, scharf abgesetztes Periostracum, wie bei *Dolium* (Fig. 36), oder er zeichnet sich durch erweiterte Form aus, oder durch andere Sculptur, wie bei *Cerithiopsis* (XXI, 2), oder durch beides, wie bei *Harpa* (Fig. 36). Am besten sind die Apices von Purpuriden durch Baker bekannt geworden.

Wie erwähnt, führten die Larven, so lange sie pelagisch leben und besondere Prosopoconchen haben, früher besondere Gattungsnamen, die von *Dolium* hiess *Macgillivrayia*; unter *Sinusigera* fasste man vermuthlich die pelagischen Larven vieler Gattungen *(Murex, Purpura, Bela, Triforis, Cypraea* etc.) zusammen. Wozu die naticoiden Larven, die mit *Gemella* bezeichnet werden, gehören, ist noch unbekannt, u. dergl. m. Nach Dall hat *Gyrineum affine*, eine Tritonide, einen naticoiden Apex, der wohl auf *Brugnonia* Jeffreys zurückgeführt werden kann (367).

Die Apexbildung scheint, als jüngere Anpassung, auf die Monotocardien beschränkt. Da sie auf das Schwimmen Bezug hat, sind reine Thurmformen ausgeschlossen, das Verhältniss zwischen Weite und Länge der Schale darf 2 : 5 nicht übersteigen.

Digitized by Google

Auf Grund aller dieser Merkmale können eine Anzahl von Tiefenformen aus dem Challengerreport (1137) auf planktonische Larven zurückgeführt werden, nämlich: *Murex, Typhis, Trophon, Nassa, Phos?, Fusus, Fasciolaria, Nassaria, Terebra, Clathurella, Cancellaria, Pleurotomaria, Clionella, Natica, Turritella, Odostomia, Aclis, Fenella, Mucronalia?, Cerithiopsis, Bittium, Triforis, Alaba, Rissoa*, dazu *Voluta*. Nach Dall's

Fig. 36.

Rechts Schalenspitze von *Harpa*. Links Schalenspitzen von *Dolium Minjac* und *D. perdix*. Beim ersteren ist der Apex zum Theil corrodirt und weisser Kalk freigelegt. (Nach Simroth.)

Studien möchte ich hypothetisch hinzufügen: *Terebra?, Gyrineum, Mathilda, Solarium, Benthonella*. Wahrscheinlich steigt die Zahl mit besserer Erforschung des marinen, tropischen Planktons und der Entwickelungsgeschichte künftig um ein Bedeutendes. Es sind bereits zuzufügen: *Purpura, Cypraea, Dolium* und die Lamellariiden. Letztere haben noch die Complication einer besonders angepassten larvalen Scaphoconcha oder Schwimmschale voraus, welche nachher abgeworfen wird (s. u.).

Fig. 37.

Apex von *Carinaria punctata*. (Nach Fischer.)

Es ist möglich, dass sich für die Eigenthümlichkeiten des Apex noch andere Ursachen finden; für die Heterostrophie des Eulimiden wenigstens hat Plate eine andere Erklärung versucht (pag. 39). Bis jetzt aber sehen wir uns in der Natur vergebens nach anderen Motiven um, als denen, welche im Unterschied zwischen der pelagischen und littoralen Lebensweise liegen. Bei den Atlantiden macht sich der Einfluss insofern geltend, als die Gehäusespitze noch kegelig ist und erst weiterhin eine völlig flache Schwimmschale entsteht. Bei den Carinarien dagegen (Fig. 37) ist das Gewinde als scharfer Apex abgesetzt, wobei der flache letzte Umgang plötzlich sich sehr stark erweitert, also einen ganz anderen Quotienten annimmt. Hier kommt ein doppeltes Princip zur Geltung, die symmetrische Lastvertheilung für das Schwimmen und eine plötzlich sehr gesteigerte Zunahme des Körpervolumens, theils in Folge kräftigerer Ernährung (?), theils durch gallertiges Aufquellen des Integuments zur

Digitized by Google

Herabminderung des specifischen Gewichts, Alles natürlich in Folge der pelagischen Lebensweise. *Janthina* hat ebenfalls einen scharf abgesetzten Apex, schlanker als die übrige Schale (1163, S. 24, Fig. 3). Hier scheint die Erweiterung ebenfalls mit der Lastvertheilung zum Zwecke grösserer Schwimmfähigkeit zusammenzuhängen. Doch ist noch unbekannt, wann und bei welchen Arten der selbständige Flossenbau beginnt.

Die Mündung oder das Peristom.*)

Der Umriss der Mündung entspricht selbstverständlich dem Mantelrande, also dem Körperquerschnitt an der Basis des Eingeweidesacks. Wenn man nun, von der Construction des Hauses aus, diesen Querschnitt im Allgemeinen als einen Kreis oder ein Oval zu betrachten hat, so fragt sichs, ob darin nicht bereits ein secundäres Stadium vorliegt. Der Anfang ist vielmehr nicht eine continuirliche Kreislinie, sondern dieselbe ist in der Mittellinie vorn (beim *Prorhipidoglossum* hinten) unterbrochen und greift spaltförmig auf das Gewinde über als Schalenschlitz. Die Erklärung desselben beim *Prorhipidoglossum* hat Plate versucht (S. 28). Erst nach völligem Schluss dieses Spaltes, der in der Hauptsache zur Entleerung der Fäces dient, also dem After entspricht, kann von einer continuirlichen Mündung die Rede sein. Die Stelle des Schalenschlitzes kann sich noch lange bemerklich machen als sogen. Schlitzband, welches auf der Oberflächenschale den Windungen der Spira folgt.

Meist erst nach der Herstellung des continuirlichen Mundsaumes treten Erweiterungen ein dadurch, dass der Mantelrand grösser wird als dessen Kreislinie.

Für die verschiedenen Theile des Peristoms hat man dann verschiedene Bezeichnungen nöthig, etwa die folgenden:

die Aussenlippe oder Lippe des äusseren Mundsaums, von vorn und links nach hinten rechts der äussere Umfang,

die innere Umrandung, der Spindelrand, oft in zwei Theile zerlegt, die Spindel links, dazu die Vorderfläche des vorletzten Umgangs,

die Siphonalecke, vorn links,

die Sutural- oder Nahtecke, hinten rechts.

Die Vergrösserungen können sich wieder in doppeltem Sinne geltend machen, über die Peripherie hinaus, im Interesse der Athmung, des Gleichgewichts etc., oder innerhalb der Peripherie durch Faltung. Auf dem ersten Wege entstehen Siphonen, Flügel etc., auf dem zweiten Falten und Wülste, welche die Mündung verengern, theils auf der äusseren oder Nackenseite oder Aussenlippe, theils auf der Spindel. Es ist angezeigt, die verschiedenen Modalitäten gesondert zu betrachten.

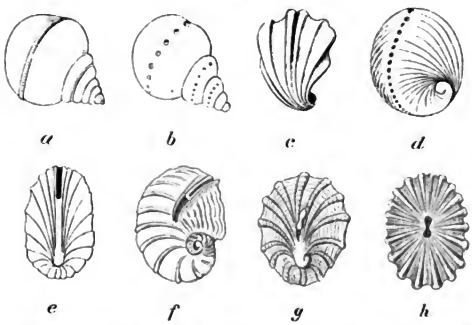
*) Bei Formen, wo die Umrisse der Mündung durch allerlei Neubildungen verändert sind (Calyptraeen, Neritiden, Patelliden), wird auch der Ausdruck „Peritrema" gebraucht, jedenfalls ohne scharfe Grenze.

Digitized by Google

a. Der Schalenschlitz.

Der Schalenschlitz mit entsprechendem Mantelspalt findet sich zunächst bei den ältesten Diotocardien, den Pleurotomariiden und Fissurelliden, bei den ersteren an der spiraligen Schale, der Conchospirale folgend — *Pleurotomaria*, *Murchisonia*, *Scissurella* u. a. (XIX, 3, 5, Fig. 38 *a*) —, bei den letzteren mit dem verkümmerten Gewinde und dem napfförmig erweiterten Umgange gerade nach vorn, median oder submedian, ausgerichtet (XIX, 1, 2, 6, 7, Fig. 38 *c* und *e*). Bei den ersteren schliesst sich, dem Gehäusewachsthum entsprechend, der Schlitz allmählich von

Fig. 38.



Umbildung des Schalenschlitzes zu einem apicalen Loch. *a Pleurotomaria. b Polytremaria. c* und *e Emarginula. d Haliotis. f, g* und *h* Entwickelungsstadien von *Fissurella*. Willkürlich auf die gleiche Grösse gebracht. (Nach Lang und Cooke.)

hinten her, so dass ein Schlitzband daraus resultirt. Doch braucht der Schluss nicht continuirlich zu geschehen, sondern es können Lücken bleiben als meistens kreisrunde Löcher (*Polytremaria, Haliotis*, Fig. 38, *b* und *d*). Sie nehmen an Grösse nach unten zu und werden allmählich von oben her nachträglich ausgefüllt. Soweit die Löcherreihe reicht, ist der Mantel darunter aufgeschlitzt; an den Zwischenstellen zwischen den Löchern berühren sich seine Spalträuder nur, ohne zu verkleben. Andererseits kann der Schlitz, ohne in Löcher zu zerfallen, von unten her geschlossen werden, so dass er als spaltförmiges oder ovales und schliesslich kreisrundes Loch erscheint. Am instructivsten ist in dieser Hinsicht die kleine Schismope (XIX, 3 und 4), bei der alle Uebergänge existiren zwischen dem einfachen Schalenloch oder dem längeren Spalt, oder solchen mit Spaltnarben nach dem Mundsaum zu, diese bald annähernd, bald völlig erreichend. Einen Uebergang zwischen der Lochreihe und dem einfachen Spalt bildet etwa *Ditremaria* s. *Trochotoma*. Die paläozoischen Bellerophontiden mit ihrer abgeflachten, vollkommen symmetrischen

Digitized by Google

(Schwimm-?) Schale haben bald nur ein ringsum laufendes, erhabenes Schlitzband, wie *Bellerophon* (XIX, 8), bald eine Reihe ovaler Löcher, wie *Trematonotus* (XIX, 9). Bei den Fissurelliden bleibt der Spalt seltener auf die Mündung beschränkt — *Emarginula* —, meist schliesst er sich von hier aus, bis schliesslich nur noch ein apicales Loch erhalten bleibt. Die Uebergänge lassen sich in der individuellen Entwicklung verfolgen (Fig. 38 *g* und *h*), wie Boutan gezeigt hat.

Schlitz und Schlitzband verlieren sich bald, schon innerhalb der Diotocardien, so dass z. B. bei *Phasianella* schon keine Spur mehr davon nachzuweisen sein dürfte. Wohl aber glaubte ich einen Rest bei vielen pelagischen Prosobranchien wiederzuerkennen (1163) in einer stärkeren Conchiolinlippe, die ich Leitlinie nannte und die auf die Ausbildung der Sculptur einen maassgebenden Einfluss ausübt (siehe unten).

Unter den Monotocardien kommt ein ächter und zwar sehr langer Schalenschlitz unter den Vermetiden vor, wo er die Gattung *Siliquaria* s. *Tenagodes* (s. o. Fig. 34) kennzeichnet gegenüber *Vermetus*. Auch dieser Schlitz kann sich durch Ueberbrückungen in eine Reihe von Löchern auflösen. Es ist bis jetzt kaum der Versuch gemacht, dieses Vorkommniss phylogenetisch direct auf die alterthümlichsten Diotocardien zu beziehen. Aussichtslos dürfte wohl das Vorhaben sein bei einem ähnlichen, wiewohl kürzeren spaltförmigen Mantel- und Schalenausschnitt auf der höchsten Staffel der Prosobranchien, bei der toxiglossen *Pleurotoma* (XX, 11). Man hat hier wohl an eine Neuerwerbung zu denken zur bequemeren Beseitigung der Fäces. Zu einem Schlitzband kommt es nicht. Dall denkt an Erleichterung der Copula.

Ferner ist noch eine Form mit geringer Einbiegung der Aussenlippe zu erwähnen, die aber einen anderen Ursprung hat, *Janthina* mit dem schwachen Schalenausschnitt, den Thiele, jedenfalls mit Recht, auf die Wirkung des gegen den betreffenden Punkt drückenden Flosses zurückgeführt hat.

Einen flachen Ausschnitt von anderer Bedeutung hat die erweiterte Aussenlippe der Strombiden gegen das Vorderende hin. Er dient zum Austritt des vorgestreckten Kopfes.

Endlich finden sich canalartige Rinnen noch häufig am Hinterende der Lippe, wo diese gegen die Spira stösst, wie bei Cypraeen, Harpiden, Columbelliniden, Strombiden, Olividen u. a.; unter den letzteren hat *Olivancillaria* einen feinen Spalt ein Stückchen vor diesem Ende. Aehnlich hat man unter den Pleuroceriden — *Gyrotoma* — einen Lippenausschnitt nahe an der Sutur. Bei *Rostellaria* ist der Canal zu einer langen Rinne geworden, welche den Mündungsflügel von der Spira abgrenzt. Bei Oliven setzt sich der Ausschnitt in einen feinen Canal fort, der an der Naht spiralig am Gewinde aufsteigt. Von diesen und einigen Strombiden wissen wir, dass sich der hintere Mantelfortsatz (s. o.) hineinlegt. Aber auch da, wo der Ausschnitt weiter ist, hat er wahrscheinlich mit

Digitized by Google

der Ausfuhr der Fäces nichts zu thun; vielmehr deutet das häufige Vorkommen des Mantelfortsatzes bei vielen pelagischen Larven darauf hin, dass die Anlage ursprünglich auch hier demselben Zwecke diente.

b. Erweiterung der Mündung nach aussen.

Unter den Diotocardien sind solche selten. Man kann hierher rechnen die hohe Fähigkeit der Patellen, ihre Mündung der Unterlage — und wäre es die rauheste Lava, wie an den Azoren — zu vollkommenem Schluss anzupassen, so dass die Schale luft- und wasserdicht an den Boden gedrückt werden kann. Solches ist nur zu erreichen durch freie Weiterbildung an jeder beliebigen Stelle des Mantelrandes. — Bei *Umbonium* erzeugt die rechte lappenförmige Erweiterung des Mantels eine besondere Schwiele an der Spindel, ähnlich bei *Helicina*.

Bei den Monotocardien wird sehr häufig eine dicke, schwielige Mundlippe gebildet, bald mehr an der Spindel *(Natica)*, bald mehr an der Aussenlippe. Sie erreicht bei den Cypraeen nach Dicke und Form einen besonders hohen Grad, wie ein Vergleich der verschiedenen Altersstufen darthut (XIX, 10). Die Lippe hüllt schliesslich die ganze Spira ein.

Bei den sogenannten Alaten (Strombiden, Pteroceriden u. verw.) wird, im Interesse des Gleichgewichts, die ganze Aussenlippe erweitert und flügelartig hinausgeschoben, häufig mit allerlei Verlängerungen in Form rinnenförmiger Stacheln, wie solche auch sonst genug vorkommen, von den Delphinuliden an bis zu den rhachiglossen Muriciden.

Bei der halbrudimentären Schale von *Cardiapoda* erweitert sich das Peristom rechts wie links flügelförmig, während es sich hinten auf den ersten Umgang hinaufschlägt (XIX, 18 und 19). Solches Umkrämpeln, und zwar gleichmässig ringsum, findet sich auch bei manchen Cyclophoriden. Bei anderen, z. B. *Choanopoma*, bildet die kranzförmige Erweiterung mit der Mündung selbst genau e i n e Fläche, vermuthlich zum genauen Anlegen an Felsen, Bäume oder Blätter.

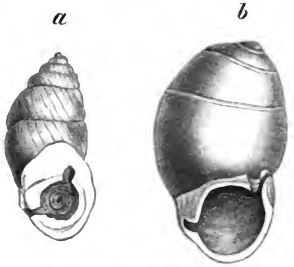
Wichtiger sind die Veränderungen der Mündung, welche der Respiration dienen, zunächst im Wasser. Hier sind die höheren Siphoniaten von niederen Asiphoniaten zu unterscheiden, oder die Siphonostomen von den Holostomen. Indess nicht überall, wo der Mantel einen Sipho bildet, hat auch die Schale einen. Er fehlt den Diotocardien, am besten entwickelt ist er bei Rhachi- und Toxiglossen, am längsten bei den Muriciden (XX, 9, XXI, 6). Wo aber der fleischige Sipho im Leben auf die Schale zurückgeschlagen wird, wie bei *Cypraea*, *Dolium*, *Mitra* etc., da hat die Mündung bloss den Siphonalausschnitt. Selbst innerhalb mancher Familien schreitet die Schale von der ganzrandigen Mündung zur siphoniaten fort, so bei den Cerithiiden und namentlich den Melaniiden (1363); unter letzteren haben wir neben holostomen die siphoniaten *Melanopsis*, *Melania canalicula*

Digitized by Google

Say, *M. elongata* Lea, *M. corona* Morelet, vor Allem aber die Tiphobien aus dem Tanganyika (XX, 6).

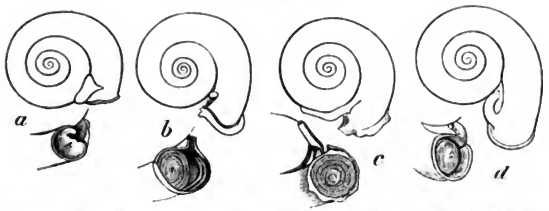
Auf dem Lande finden sich ähnliche Einrichtungen, um der Schnecke das Athmen zu ermöglichen, auch wenn sie sich retrahirt und das Haus mit dem Deckel verschlossen hat. Unter den Cyclophoriden zeigen die Pupinellen nadelfeine, schlitzförmige Durchbohrungen des schwieligen Mundsaumes, bald eine, bald zwei (Fig. 39). Besonders lehrreich ist die Stufenfolge, welche Cooke zusammengestellt hat (Fig. 40). Hier sieht man deutlich, wie der Mantelrand sich erst lappig erweitert, dann zur Rinne verengt und endlich zum Rohr schliesst. In dieser Hinsicht übertrifft die terrestrische Siphobildung, die zudem an der entgegengesetzten Seite des Nackens statt hat, fast die marine, da bei dieser sich die Ränder der Rinne höchstens unten zusammenbiegen und bis zur Berührung und Verklebung nähern. Uebrigens bleibt das Verhalten des Mantels selbst bei jenen Cyclophoriden erst noch zu untersuchen, da man zum Theil kaum einsieht, wie sich derselbe unter dem geschlossenen Operculum hinweg in die Rinne vorschiebt.

Fig. 39.



a Pupinella Tapparonei Brazier. *b Pupina ovalis* Hedley. Vergrössert. (Nach Hedley.)

Fig. 40.



Entwickelung der Athemröhre bei Cyclophoriden. *a Pterocyclus rupestris* Bens. *b Opisthoporus birostris* Pfr. *c Spiraculum travancoricum* Bedd. *d Rhiostoma Housei* Pfr. (Nach Cooke.)

Eine besonders weit gehende Umbildung erleidet die Mündung bei der Pupinide *Bellardiella minor* nach Hedley (462). Ursprünglich sind zwei Canäle da, wie in Fig. 39*b*. Der suturale atrophirt völlig, der andere dagegen wird dadurch, dass sich dem Peristom ein Callus

Digitized by Google

auflagert, zu einem Rohr geschlossen, welches über die Schwiele ein wenig hervorragt (462, Pl. XII, Fig. 35).

c. Erweiterung der Mündung nach innen (Verengerung des Lumens).

Dall hat, wie erwähnt, darauf hingewiesen, dass ein sich noch dehnender Mantel, etwa unter dem Einfluss der geschlechtlichen Reife und entsprechender Dickenzunahme des Thiers, dann, wenn an der Mündung kein Schalenwachsthum in der Länge statt hat, für das Lumen zu weit werden kann. Er ist dann gezwungen, sich in Falten zu legen, und zwar um so mehr, je weiter die gewohnte Retraction die Schnecke in die engeren Theile des Gewindes zurückführt. Das hat allerdings oft seine Grenze bei den Prosobranchien im Deckel. Ausserdem ist zu bedenken, dass hier sich schwielig verengerte Mündungen nicht selten gerade mit Erweiterungen der Mündung in Stacheln und sonstige Fortsätze combiniren. Man hätte zum Mindesten eine so starke Zunahme des Mantelrandes anzunehmen, dass sie in den äusseren Erweiterungen noch keinen genügenden Platz fände und somit nach innen, nach dem Lumen des Schalenkegels zu, einen Druck ausübt.

Fig. 41.

Nerinea trachea Deslongchamps.

Wie dem auch sei, die Verengerungen treten an den verschiedensten Formen auf. Unter den Diotocardien finden sie sich bei Trochiden *(Monodonta, Clanculus)* und Neritaceen: bei ersteren vorwiegend als derbe Zähne auf den geraden Spindelrand (s. u.) beschränkt, bei ersteren auch als Falten und Riefen auf der Aussenseite unter dem Nacken. *Proserpina* (XX, 1) hat Falten am Gaumen und auf der Spindel. Von den Monotocardien haben die Cypraeen den schmalen Mündungsspalt oft noch an beiden Seiten durch Tuberkeln eingeengt. Im Allgemeinen treten Spindelfalten unter den Taenioglossen am meisten bei den höheren Formen auf. Die Cassiden, Doliiden haben meist Spindelfalten oder auch bloss Zähnelungen, die sich nicht weit ins Innere erstrecken. Unter den Rhachiglossen sind die Falten gewöhnlich schwächer bei Nassiden, regelmässiger bei Turbinelliden, Fasciolariiden, Mitriden, Marginelliden, Volutiden. Bei den Mitriden ist die oberste zumeist die ausgeprägteste, umgekehrt bei den Volutiden. Die Bucciniden haben die Spindel glatt oder höckerig, die Nassiden schwielig, die Muriciden aufgeworfen. Die Toxiglossen zeigen die Falten wieder schwächer, bei manchen Coniden und Cancellariiden. *Modulus* hat einen starken Zahn an der Columella. Unter den Tritoniden finden sich wunderliche callöse Bildungen an der Spindel und an der Aussenlippe, namentlich bei *Persona*. Auch bei Cancellariiden ist die Aussenlippe oft gefaltet, bei *Triton* und *Columbella* gezähnelt oder gefurcht u. dergl.

Digitized by Google

Fraglich ist's jedenfalls, ob man ein Hineingreifen der schwieligen Verdickungen bis in den oberen Theil der Spira (Fig. 41) auch noch auf die Mündung als Ursache zurückführen darf.

d. Unregelmässige Verbildungen.

Dem Mundsaume der Patellen (s. o.) könnte man die willkürlichen Mündungsabweichungen an die Seite stellen, mit denen *Rhizochilus* die Zweige der Antipathes-Stöcke umklammert (XI, 2, 3). Neuerdings beschreibt Kükenthal (l. c.) eine ähnliche Form. Der Stamm der Koralle geht scheinbar durch die Schale hindurch, d. h. der äussere Mundsaum ist so um ihn herumgewachsen, dass er den Spindelrand wieder berührt. Eine röhrenartige Verlängerung vermittelt auch hier den Verkehr mit der Aussenwelt.

Adhäsion der Schale an Fremdkörpern.

Hier ist nicht die Sesshaftigkeit der Parasiten gemeint, sondern die Eigenthümlichkeit des Periostracums, jedenfalls gleich bei seiner Abscheidung mit Fremdkörpern zu verkleben. Sie führt zur Sessilität bei den Vermetiden; bei *Xenophorus* s. *Onustus* aber bleibt das Thier beweglich und heftet dafür in leidlich regelmässigen Abständen fremde Gegenstände, Schnecken- und Muschelschalen, Seeigelstachel u. dergl. auf die Oberseite der flach kegelförmigen Schale (XX, 4), bald auf die ganze Fläche (*Xenophorus* s. s.), bald nur in der Nähe der Nahtlinie (*Tugurium* Fischer). Da die Fremdkörper die ohnehin breite Schale oft um deren Durchmesser überragen, kommen die bizarrsten Formen zu Stande.

Lindström will zu den Xenophoriden den paläozoischen *Autodetus* rechnen, eine links gewundene Schale, die mit der Spitze festgewachsen ist. In der That hat die Auffassuug viel für sich. Fischer stellt sich zweifelnd, er denkt an eine Wurmröhre (!!).

Die Befestigung von *Hipponyx* an der Unterlage gehört unter ein anderes Capitel (Operculum).

Aeussere Sculptur und Zeichnung der Schale.

Hierher gehören sehr verschiedene Dinge, wobei von der Zusammensetzung der Schale aus mehreren Schichten noch ganz abgesehen wird.

Ein Gebilde sui generis ist der kielförmige Kamm, der auf der Peripherie der flachen Atlantiden-Schale aufsitzt, auf dem letzten Halbkreis, als ein Kiel für die Erhaltung des Gleichgewichts beim Schwimmen (XIX, 11, 12, 14, 15). Man könnte die Zacken am Kiel von *Astralium imperiale* als eine ähnliche Bildung heranziehen, noch mehr aber den Kiel der paläozoischen *Pleurotomaria alata*.

Vollkommen glatt wird die Oberfläche da, wo irgendwelche Weichtheile sich polirend auf die Schale hinaufschlagen, sei es der Mantel — Cypraeen, Marginellen —, seien es Fussverbreiterungen — Olividen —, seien es endlich Pro- und Metapodium — Naticiden. Die Schale der

Digitized by Google

Lamellariiden, die am weitesten, bis zu völligem Schluss, vom Mantel bedeckt wird, kommt weniger in Betracht, da sie dünn und zerbrechlich geworden ist.

Den Gegensatz dazu bilden Schwielen und oft stachlige Leisten, welche die Schale bedecken. Sie sind nichts anderes als frühere Mundlippen, die sich bildeten, wenn in jüngeren Stadien zeitweilig das Längenwachsthum sistirt wurde, während der Mantel im Uebrigen weiter wuchs, und die dann erhalten blieben. So nahe die Vermuthung liegt, dass wir's hier mit einer Art von Jahresringen zu thun haben, so sind wir doch, zumal sich die Erscheinung namentlich an Warmwasserformen zeigt, viel zu wenig von der Abhängigkeit des Wachsthums von den Jahreszeiten (— eine oder zwei Ruhe- und Wachsthumsperioden im Laufe eines Jahres? —) unterrichtet, als dass ein sicheres Urtheil möglich wäre. Die Entscheidung der Tiefsee anzurufen, in welcher jahraus jahrein die gleiche Temperatur herrscht, geht nicht an, da die entsprechenden Formen zwar nach unten hin seltener zu werden scheinen, aber doch nicht ganz fehlen; so giebt Dall (367) eine *Typhis longiseta* von 250 bis 750 m an bei einer Bodenwärme von ca. 10° C. Derselbe erwähnt wenigstens einen Einfluss der Tiefe. Bei *Coralliophila* werden die Stacheln um so länger und kräftiger, je tiefer die Schnecke lebt, am stärksten bei *C. Deburghiae* R. — Die Thatsachen, um die es sich handelt, sind etwa die folgenden: Bei *Harpa* laufen zahlreiche Schwielen parallel zur Aussenlippe des Peristoms über die Schale hinweg. Bei Muriciden sind es häufig Stachelreihen in grösseren Abständen, bei Tritoniden wiederum Schwielen, welche bald continuirlich von einem Umgange auf den anderen übergreifen (XX, 10), bald sich discontinuirlich auf einen einzigen beschränken, wobei auf einen Umgang nicht mehr als zwei kommen. Melanien und Cerithiiden zeigen Knoten in ähnlichem Verhältniss wie die Muriciden. Und so sind schliesslich Stacheln und Knoten von Turbiniden, Delphinuliden und Neritinen an verschiedentlich über die Schale zerstreut. Im einfachsten Falle laufen Rippen, den Zuwachsstreifen am Peristom entsprechend, über die Schale hin; sie können sie nach Längslinien theilen und in eine Summe von aufgewulsteten Blättern auflösen, wie etwa beim Subgen. *Petaloconchus* unter den Vermetiden oder bei *Murex (Pseudomurex) aëdonius* Watson (1175).

Gräfin Linden hat sich neuerdings bemüht, den Gesetzen, durch welche Sculptur und Zeichnung beherrscht werden, nachzugehen (1261) und das Folgende gefunden:

In den meisten Fällen tritt zuerst Quersculptur auf (Pleurotomariiden, Pseudomelaniiden, Trochiden, Bellerophontiden, tertiäre Volutiden und Mitriden). Auf die Querrippen folgen Querreihen von Knötchen, welche sich zu Längsreihen verbinden und durch Verschmelzung glatte Längsleisten bilden können. Oder aber es bilden sich eine oder wenige Reihen stärkerer Knoten, die zu hohlen Stacheln und haubigen Dornen und zuletzt zu mehr oder weniger scharfen Kielen werden (Pleurotomariiden, *Schizo-*

Digitized by Google

gonium Koken, *Pteroceras*, *Trochus*, *Cerithium*, *Cymbium*). Ausser dieser secundären, durch Verschmelzung von Knotenreihen entstandenen Längssculptur finden wir auf der Schale vieler Gastropoden eine primäre Längsstreifung. Dieselbe tritt oft gleichzeitig mit den Querfalten auf, bleibt gewöhnlich weniger kräftig als die secundäre Längssculptur und kommt hauptsächlich bei phylogenetisch älteren Formen in Betracht. Die erwähnte Knotenbildung beginnt bei Schnecken, die ein Schlitzband haben, an der oberen und unteren Begrenzungslinie derselben durch eine seichtere oder tiefere Einknickung der Querrippen (*Pleurotomaria*). Die apicale Knotenreihe ist immer viel kräftiger entwickelt und entspricht durch dieses Verhalten, wie durch ihre Lage, dem Kiel der Gastropoden ohne Schlitzband. Wenn Quer- und Längssculptur zusammentreffen, so bildet sich Gittersculptur. Die Längslinien besitzen viel geringere Neigung sich zu verdicken als die Querstreifen, daher sie phylogenetisch später als Sculptur hervortreten und bald wieder verschwinden. Häufig findet man Uebergangsstufen, wie auf den Gehäusen von *Heterocosmia* Koken (953), welche in der Jugend quergerippt, dann gegittert und endlich längsgestreift sind, welche also von einem *Loxonema*-Stadium der Jugend durch ein *Katosira*-Stadium in das *Rhabdoconcha*-Stadium des Alters übergehen. Sämmtliche Sculpturabänderungen werden zuerst auf dem letzten Umgang bemerklich und dringen von da aus immer mehr nach dem Anfang des spiraligen Gehäuses vor, bis sie den grössten Theil der Windungen, in einzelnen Fällen auch das embryonale Gehäuse beherrschen. Einer Abänderung können sich noch andere Abänderungen zugesellen, so dass wir Schalen beobachten, deren erste Windungen Rippen, deren spätere Knoten, und deren letzte Stacheln tragen. Auf dieselbe Weise können aber auch Abänderungen bis auf die erste Windung von neuen Eigenschaften verdrängt werden.

Die Zeichnung verhält sich wesentlich anders als die Sculptur. Während diese in Querrippen besteht, treffen wir als erste Zeichnungsform Längslinien an. Diese treten zuerst immer sehr zahlreich auf, und es scheint, dass sich das ursprünglich über die ganze Schale gleichmässig vertheilte Pigment, welches der Schale die Grundfärbung giebt, in diesen Linien concentrirt hat. Solche Längsstreifung findet sich am häufigsten und regelmässigsten bei *Conus*, sehr selten bei *Voluta*, *Mitra* und *Terebra*, und gar nicht bei *Strombus*.

Der Uebergang von der ursprünglichen Längsstreifung zu abgeleiteten Zeichnungsformen wird auf verschiedene Weise gebildet:

1) Es vereinigen sich die feinen Linien zu breiteren Streifen.

2) Es fallen Streifen aus, während die zurückgebliebenen um so dunkler gefärbt werden und bisweilen in den Zwischenräumen fleckenweise Grundfärbung auftritt.

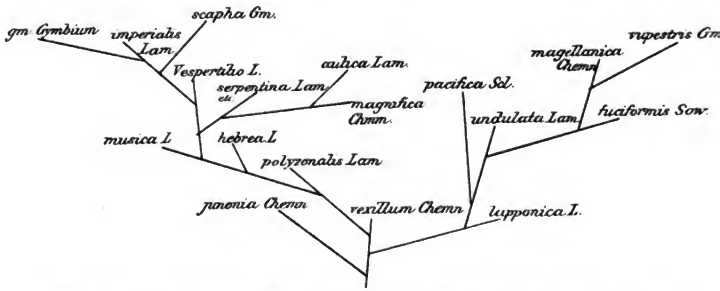
3) Durch Ausfallen ganzer Streifenbündel kommt es mitunter zur Bildung von gestreiften und nichtgestreiften Formen.

Die nächst weitverbreitete Abänderung der Zeichnung besteht in der

Digitized by Google

Bildung längsverlaufender Fleckenreihen. Wir unterscheiden auch hier wieder Formen, bei denen

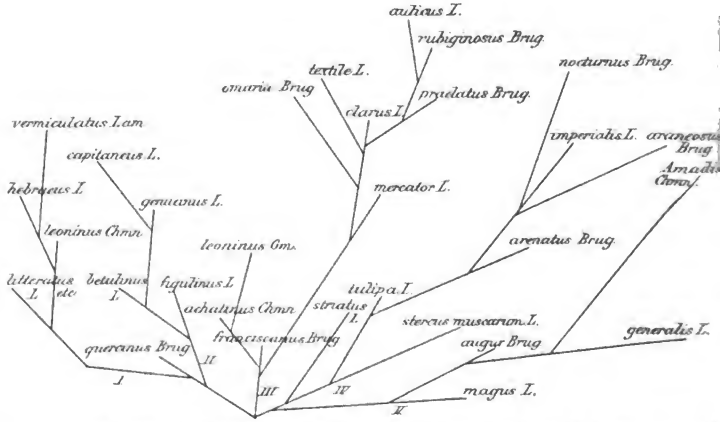
1) sich die ursprünglichen Längsstreifen zu Punktreihen auflösen,



Stammbaum von *Voluta*-Arten nach Schalenform, Sculptur und Zeichnung (Gräfin Linden).

2) die breiteren Streifen Fleckenbinden bilden, oder bei denen die Punkte zu Fleckenbinden verschmelzen,

3) die Punkte oder Fleckenreihen nur zonenweise zu Stande kommen.

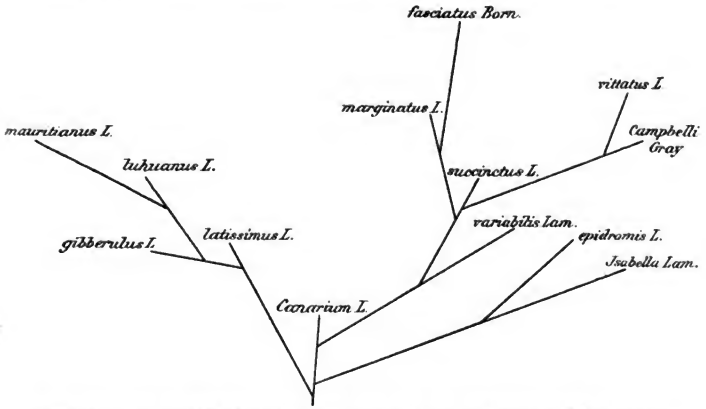


Stammbaum von *Conus*-Arten nach Sculptur und Zeichnung (Gräfin Linden).

Die Punkt- oder Fleckenreihen bleiben jedoch in den seltensten Fällen als solche bestehen, sie zeigen bald Neigung, in querer Richtung zu verschmelzen. So entstehen Querstreifen, die, je nachdem die Punkte regelmässig oder unregelmässig stehen, weniger oder mehr im Zickzack

Digitized by Google

verlaufen. Die Verschmelzung zu Querstreifen beginnt stets an zwei oder drei bestimmten Stellen der Schale, in der Nähe des oberen Randes, in der Mitte und meistens an der Spitze des Gehäuses. Die Querstreifung erhält sich oft lange Zeit unverändert. Wenn sie abändert, geschieht es im Ganzen nach derselben Richtung wie bei der Längsstreifung. Die Querstreifen verlaufen bisweilen in Wellenlinien über die Schale, bilden aber häufiger Zacken. Bei manchen Arten verschmelzen die schmalen Streifen zu breiteren Bändern, bei anderen fallen Zwischenlinien aus. Besonders schön ist die Zeichnung da, wo sich die Zickzacklinien zu kleinen oder grösseren Dreiecken oder Vierecken verbinden. Diese aus kleinen Vierecken bestehenden Netze kommen dadurch zu



Stammbaum von *Strombus*-Arten aus dem Indic nach der Zeichnung (Gräfin Linden).

Stande, dass jede folgende Zackenlinie um eine halbe Zackenbreite „höher" gerückt ist als die vorhergehende. Durch Ausfallen einzelner Verbindungslinien entstehen Dreiecke, welche ihre Spitze dem Mundsaum zukehren. Bisweilen bilden sich weisse Dreiecke ohne Zwischenstufe von Vierecken, indem sich die Punkte von vornherein in dreieckigen Gruppen anordnen. Endlich kann die Querstreifung bezw. die Viereckzeichnung zu einer secundären Längszeichnung führen, jedoch wurde secundäre Bildung von Punktreihen aus Querstreifen bis jetzt nicht beobachtet.

Die gesetzmässige Zeichnungsfolge setzt bei den verschiedenen Gattungen auf verschiedener Stufe ein und durchläuft verschiedene Stufen, bleibt aber immer dieselbe.

Zeichnung und Sculptur halten in ihrer Entwickelung bei den verschiedenen Gattungen meistens gleichen Schritt, so dass die in Form und Sculptur höher ausgebildete Schale auch die fortgeschrittene Zeichnung trägt. Das wird ausführlich nach recentem und paläontologischem Material

Digitized by Google

entwickelt an der Gattung *Voluta,* von der schliesslich 18 Species auf Grund der betreffenden Merkmale zu einem Stammbaum gruppirt werden; ebenso werden *Conus* und *Strombus* behandelt. Ich gebe die Stammbäume, denen die Verfasserin die Abbildungen in Reeve's „Conchologia iconica" zu Grunde gelegt hat.

Ich weise hier nur noch auf die Thatsache hin, dass sich auf vielen Schalen noch eine andere Gittersculptur findet, deren Rippen nicht der Länge und Quere nach auf dem Gewinde angeordnet sind, sondern diagonal dazu. Auf den Versuch einer mechanischen Erklärung, die sich mir bei der Betrachtung der Larvenschalen aufdrängte, kann ich erst bei der Besprechung der Schalenstructur mich einlassen (siehe unten).

Dicke der Schale. Kammerung. Septenbildung. Resorption.

Schalendicke. Am dünnsten sind die Schalen der pelagischen Heteropoden und Janthiniden. Ebenso werden innere Schalen, die ganz vom Mantel eingehüllt werden, dünn und zart. Sie finden sich unter den Diotocardien bei Fissurelliden, unter den Taenioglossen bei den Lamellariiden. Bei letzteren kann die zerbrechliche Schale noch eine vollkommene Spira bilden, sie kann, bei *Oncidiopsis,* sich auf eine biegsame, membranöse, oblonge, nicht mehr spiralige Platte reduciren, die vorn und hinten abgestumpft ist. Unter den Fissurelliden findet sich eine fast eingeschlossene Schale mit glatter Oberfläche bei *Scutum* s. *Parmophorus,* sie ist ganz von den zurückgeschlagenen Mantelrändern bedeckt und weiss.

Fig. 42.

Itieria cabanetiana d'Orb. Medianer Längsschnitt.

Auf der anderen Seite wird oft eine bedeutende Dicke und Schwere erreicht, unter den Diotocardien bei Patellen, Turbiniden, Trochiden und Neritaceen, unter den Monotocardien in höchstem Maasse bei den Toxiglossen, Terebriden und Coniden, bei den meisten Rhachiglossen, am meisten beim sessilen *Magilus* (XX, 8), aber auch bei Tritoniden, Bucciniden etc., unter den Taenioglossen bei den Alaten, namentlich bei *Pteroceras,* bei *Cypraea* (XIX, 10), bei den fossilen Nerineen (Fig. 42) u. a.

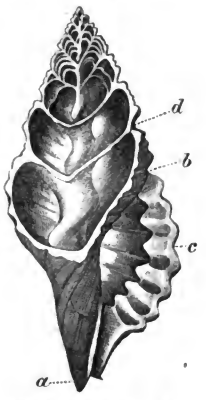
Die Verstärkung ist bald eine totale, so dass jeder Schalentheil daran theilnimmt, etwa bei *Terebra* und *Nerinea,* bald eine partielle und betrifft dann meist die äussere Wand.

Die Aussenwand kann sich, besonders nach der Spitze zu, vervielfältigen, so dass sie ein gekammertes Aussehen erhält (Fig. 43). Eine

Digitized by Google

solche Kammerung kann wahrscheinlich wieder auf doppeltem Wege entstehen, entweder dadurch, dass sich der Intestinalsack, der Mantel im weiteren Sinne, von der Wand löst und in Intervallen eine neue Abscheidung bewerkstelligt, also Septen bildet, bald durch den hinteren Mantelfortsatz, der sich auf die Schale hinaufschlägt und continuirlich mit dem übrigen Mantelrand und dem fortwachsenden Peristom über der Spira eine zweite, dritte etc. Schale abscheidet. So fand ich's wenigstens bei vielen pelagischen Larven (XX, 12, 13, 14), namentlich solchen, welche zu *Triton* zu gehören schienen (1163).

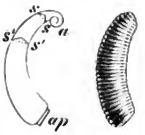
Fig. 43.



Triton corrugatus Lam., der Länge nach durchgeschnitten. *a* Vorderer Canal (Ausschnitt, Sipho). *b* Hinterer Ausschnitt. *c* Aeusserer Mundrand. *d* Naht (nach Fischer).

Septenbildung. Bei *Terebra* zieht sich die Spitze des Intestinalsacks unter continuirlicher Kalkabscheidung allmählich aus der Schale zurück, so dass die Gehäusespitze ganz und gar mit Kalk ausgefüllt ist. Bei *Magilus* vollzieht sich der Vorgang discontinuirlich, so dass die Spira verkalkt und dann noch dicke Septen entstehen. Die paläozoischen Eccyliomphalus und Euomphalus sind theils mit Septen ausgestattet, theils auch noch direct verkalkt. Bei den Vermetiden kommen ähnliche, dünnere Scheidewände in der verlassenen Gehäusespitze vor. Bei den Caeciden (Fig. 44) zieht sich der Eingeweidesack in regelmässigen Abständen aus der Spitze zurück und bildet ein Septum, worauf die Spitze abbricht, die Schale „decollirt" wird; der Process wiederholt sich öfters. Aehnlich bei manchen Cerithiiden, Melaniiden, Truncatellen. Alle diese Bildungen hängen mit einer schlanken, wurmförmigen Schale zusammen.

Fig. 44.



a *b*

Entwickelung von *Caecum*. *a* zeigt die verschiedenen Septen *s* u. *s.* *b* ist decollirt. *a* Apex. *ap* Mündung. (Nach Cooke.)

Eine andere Art von Septum findet sich unter den Fissurelliden bei *Puncturella* und *Zidora* (XIX, 12). Es ist eine horizontale, unvollständige Scheidewand, welche von hinten her in die Schale vorspringt und bei *Zidora* eine grosse, bei *Puncturella* eine kleinere, obere Etage abgrenzt. Auch *Propilidium* hat eine kleine, dreieckige Scheidewand. Sie ist wohl auf die Umbildung der Spindel zurückzuführen, die abgelenkt wurde und sich erweiterte, als das embryonale Gewinde zur Bildung des letzten napfförmigen Umganges überging.

Resorptionen. Bei Cypraeen und Coniden ist stets der letzte Umgang um ein Vielfaches stärker als die älteren, papierdünnen Schalen-

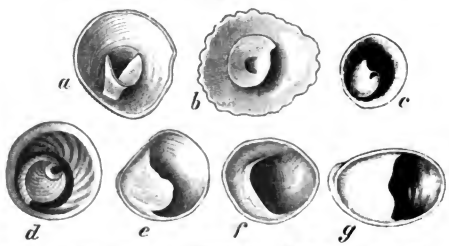
Digitized by Google

theile, bei letzteren auch die Kegelbasis, also die Aussenfläche schlechthin. Auf früheren Stufen bildeten aber die Innentheile jeweilig die Aussenfläche. Das Thier hat also die Fähigkeit, von den älteren inneren Schalentheilen wieder allen überflüssigen Kalk aufzulösen und auf die Aussenwand zu werfen, eine Zweckmässigkeit, deren Chemismus wir noch nicht verstehen.

Bei anderen Formen werden nun die inneren Theile bis zu vollständigem Schwund resorbirt, bei *Olivella* (1209), bei Helicinen, Proserpiniden (1197) und Neritiden (s. u.).

Bei Calyptraeiden und Capuliden ist die Form der Gehäusetheile, welche dadurch innerhalb des Schalenkegels zu Stande kommt, recht

Fig. 45.



Schalen von Capuliden. *a. Calyptraea (Mitrularia) equestris* Lam. *b Crucibulum scutellatum* Gray. *c Ergaea plana* Ad. *d Galerus chinensis* L. *e Crepipatella dilatata* Lam. *f Trochita maculata* Quoy. *g Crepidula fornicata* Lam. (Meist nach Cooke.)

verschieden, ohne dass es bisher überall klar geworden wäre, was resorbirt, was von der Spindel erhalten, was neugebildet wird. Aeusserlich haben sie alle eine conische Schale, aber mit verschiedenen Andeutungen von Aufwindung. *Capulus (Pileopsis)* hat ein kurzes Gewinde, das gerade in der Medianlinie nach hinten zurückgebogen ist, so dass der Kegel einfach als der stark erweiterte letzte Umgang erscheint. Bei *Calyptraea* dagegen steigt eine Nahtlinie auf dem Kegel herab, wie bei einem *Trochus*. Im Innern ist *Capulus* vollkommen hohl, *Crepidula* hat ein glattes Septum, das etwa die Hälfte der Mündung einnimmt (Fig. 45*g*). Kürzer und noch theilweise gewunden ist es in verschiedener Abstufung bei *Ergaea* (XX, 15), *Galerus*, *Crepipatella*, *Trochita* (Fig. 45 *c, d, e, f*). Bei *Crucibulum (b)* ragt von der Decke eine trichterförmige Lamelle gerade nach unten, eine Ausbiegung des Trichterrandes zeigt noch die Stelle, wo zuletzt die Brücke zwischen äusserem und innerem Kegel bestand. Bei *Calyptraea (Mitrularia)* ist es bloss noch ein halber Trichter *(a)*.

Nach Haller kommen die Umbildungen, so weit er's an seinem Materiale eruiren konnte, folgendermaassen zu Stande (1410, III): Er

Digitized by Google

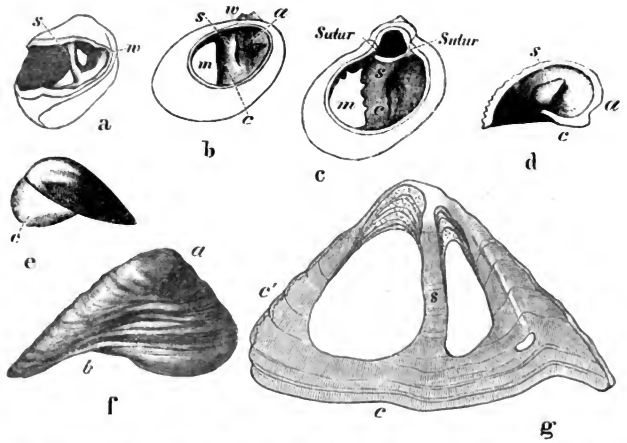
geht von *Sigaretus* aus und denkt sich, dass sich der äussere Mundsaum verdickt und mit dieser Neubildung über den Nahtwinkel hinaus auf die Basis des letzten Umganges hinausgreift, bis eine ovale, geschlossene Calluslinie oder ringförmige Kante, sagen wir als Peritrema, hergestellt wird. Dabei flacht sich die Basis des Gehäuses, bez. des letzten Umganges ab und wird als Basallamelle bezeichnet. So bei *Galerus*. Bei *Trochita radians* ist die Kante kreisrund geworden, die oberen Umgänge sind mit Kalk ausgefüllt, der Eingeweidesack ist folglich weniger gewunden, die Basallamelle hat sich weiter nach vorn entwickelt und ausserdem einen muldenförmigen Eindruck erhalten, um den unter dem Einfluss des Felsenlebens des Deckels beraubten, mehr zusammengefassten und als Saugnapf wirkenden Fuss aufzunehmen. Bei *Crepidula* wird die ringförmige Kante viel höher, sämmtliche Windungen sind mit Kalk ausgefüllt. Damit ist der Uebergang zu den Calyptraeiden gegeben. Bei *Crucibulum* soll sich der buckelförmige Fussrücken weiter wölben und dadurch die Basallamelle zu einer Faltenbildung über ihm veranlassen (ähnliche Falten hat *Ergaea*, XX, 15). Die Falte hängt zunächst noch mit dem Kalkringe oder dem Peritrem durch eine Lamelle zusammen, welche allmählich schwindet, worauf dann die Trichter und Halbtrichter übrig bleiben. Uebrigens soll der Fussrücken nicht die Trichterfläche unmittelbar berühren, sondern es soll sich ein erweiterter Mantellappen dazwischen einschalten. Der gewölbte Fussrücken soll voller Kalkdrüsen sitzen, die sich aus dem Mantel hierhergezogen haben (um die Basallamelle zu verstärken?).

Bezüglich der Neritinen verdanken wird Woodward (1289) genauere Aufschlüsse. Hier handelt sich's um ausgedehnte Resorptionen und Neuablagerungen. Die Resorptionen verwüsten den grössten Theil der Spindel oder die ganze innere und selbst die äussere Wand, die secundären Ablagerungen ersetzen den Verlust, jedoch in neuer Form, so dass im Innern bloss ein ungegliederter, mehr oder weniger kugeliger Hohlraum resultirt. Auf dem Columellarrande des Peristoms oder Peritremas bildet sich, wie bei vielen Prosobranchien, eine kräftige Schwiele oder Callus. Im Innern lagert sich in nahezu erwachsenen Stadien an die Spindel von der rechten Wand aus Kalk ein zur Verstärkung des Muskelansatzes (*Neritina cornea, gagatus* u. a.). Dieses Myophor trennt sich dann mehr vom Gewinde und springt nach innen als Pfeiler vor (Fig. 46 *a*, noch stärker *b*). Fischer bezeichnet es als Gaumenapophyse. Weiter werden die Spindel und alle inneren Schalentheile resorbirt. Man könnte jetzt das Septum für den Spindelrest halten, wenn es auf Schliffen in die Naht überginge. Doch zeigt Fig. 46 *c*, dass es damit nichts zu thun hat. So erhalten wir Formen, die inwendig hohl sind, bloss mit der Apophyse, welche meist auf den aussen noch als Spira sichtbaren Apex (*d*) passt. Am weitesten geht die Umbildung bei den eocänen *Velates*. Bis zum dritten Umgange ist die Schale normal mit stark vorspringender Schwiele (*e*). Dann aber, während die letzten anderthalb sehr erweiterten Umgänge sich

Digitized by Google

bilden, erreicht auch das Septum seine selbständige Entwicklung. Da es nicht mehr auf den Apex bez. die Spindel passt, sondern sich von ihr wegschiebt nach vorn und unten, so benutzt die Schnecke das Septum, das sich vom Spindelrand der Mündung schräg nach innen erhebt, gewissermaassen als neue Spindelaxe (*f*). Damit der Eingeweidesack um diese Axe orientirt werden könne, muss er sich senken, oder doch an der Unterseite erweitern. Das wird in der That erreicht, indem die

Fig. 46.



Schale verschiedener Neritiden, zum Theil geöffnet, *g* ein Schalenschliff. um die Resorptionen und Neubildungen zu zeigen. *a Neritina punctulata* Lam. *b N. canalis* Son. *c Nerita peloronta* L. *d Neritina crepidularia* Lam. *e Velates conoideus* Lam. jung. *f* derselbe erwachsen. *g* Durchschnitt durch denselben. *a* Apex. *c* Callus. *m* Mündung. *s* Septum. *w* Gewinde. (Nach B. B. Woodward.)

Schwiele oder der Callus nach unten und aussen durch immer neu aufgelagerte Schichten sich verdickt, während andererseits auf seiner Innenseite die alten Callusschichten vom Eingeweidesack aus resorbirt und ausgeschält werden (*g*). Gleichzeitig wird die Oberseite der ganzen Schale, die den älteren Schalentheilen entspricht, von welchen nur noch die Aussenwand steht, beträchtlich verstärkt durch Kalkanlagerung (*g*). Somit haben wir hier schliesslich eine Schale, die zwar von der ursprünglichen Anlage äusserlich noch einen Theil zeigt auf der Oberseite, welche aber auf der Hinter- und Unterseite von lauter Wänden gebildet wird, die mit der alten Anlage gar nichts zu thun haben. Der Weichkörper ist nur in der Nackengegend mit normalen Theilen der alten Conchospirale in Berührung, sonst sitzt er in lauter neu gebildeten Wänden.

Digitized by Google

Bei der kahnförmigen *Septaria* s. *Navicella*, welche im erwachsenen Zustande keine Apophyse besitzt, bildet die Schwiele ein flaches Septum, ähnlich wie bei *Zidora*.

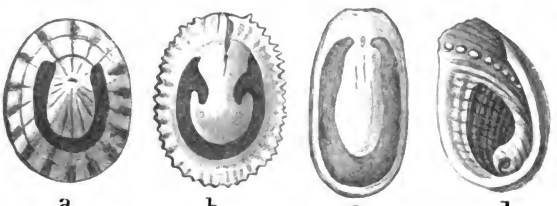
Die Neritopsiden haben die inneren Wände nur zum Theil resorbirt.

Muskeleindrücke.

Im Allgemeinen entspringt der Columellaris an der Spindel, an der sich eine Insertion bei wachsender Schale allmählich nach unten verschiebt, ohne einen besonderen Eindruck zu hinterlassen. Abweichungen sind bloss von abweichenden Schalenbildungen zu melden. Es handelt sich zumeist um napf- oder ohrförmige Schalen.

Haliotis hat einen subcentralen, ovalen, bisweilen rauhen Eindruck. Bei den Stomatiiden bildet er einen Halbmond, bei Capuliden und Hipponychiden ein Hufeisen, das vorn offen ist. Und das ist auch die Regel

Fig. 47.



Gehäuse von der Unterseite mit Muskeleindrücken. *a Patella. b Emarginula. c Parmophorus. d Haliotis.*

für die Docoglossen und Fissurelliden. Bei *Emarginula* ist der äussere Umfang des Hufeisens normal, aber die beiden Vorderenden haben zwei nach innen und hinten einspringende Spitzen. Bei *Scutum* oder *Parmophorus* biegen sich die nicht verbreiterten Vorderenden nach innen um, fast bis zur Berührung. Diese Differenzen innerhalb der Fissurelliden hängen offenbar zusammen mit dem frühen Schluss des Mantel- und Schalenschlitzes von hinten her (s. o.)

Bei den Capuliden (im weiteren Sinne), welche ein Septum im Innern der Kegelschale tragen (s. o.), dient dieses als Myophor. Aehnlich ist es bei den Neritiden. Bei *Navicella* s. *Septaria*, wo die Apophyse fehlt, ist der Muskeleindruck in zwei zerlegt, gewissermaassen ein vorn offenes Hufeisen, das auch hinten unterbrochen ist.

Beziehungen zum Geschlechtsleben.

Dass ein Schlitz bei manchen *Vermetus*-Arten nur dem weiblichen Geschlecht zukommt, ist oben erwähnt. — Als allgemeine Regel wird angegeben, dass die Schalen der Weibchen weiter sind als die der

Digitized by Google

Männchen, was natürlich mit den voluminöseren Geschlechtsproducten zusammenhängt. Das stärkste leistet in dieser Hinsicht *Buccinum undatum* an zerrissener Küste mit starker Brandung (Maine nach Morse). Die Männchen, zahlreich in *Copula* gefangen, waren durchweg zwergenhaft, um die Hälfte kleiner als die Weibchen. Es fand sich nicht ein grösseres. Sie hatten dadurch den Vortheil, die in Spalten und Höhlen versteckten Weibchen auf dem oft beengten Terrain leichter aufsuchen zu können. Auch kamen einige Formabweichungen an den Schalen vor (Ph. Br. Mason, Variation in Shells of the Mollusca. Journ. of Conchology VII. 1894. pag. 328—346).

Teratologisches.

Selbstverständlich kommen gelegentlich monströse Schalen vor, deren Anomalien meist auf Abweichungen der Windungsspirale beruhen und deren Ursachen (Parasiten? Verletzungen?) wir höchstens ahnen können.

Fig. 48.

a b c d e

Abnorme Schalen von *Littorina*. *a—d L. rudis Maton* (nach Sykes). *e L. littorea* L. mit doppelter Mündung (nach Cooke).

Sykes (1287) hat eine ganze Reihe von *Littorina rudis* zusammengestellt, von denen ich einige vorführe (Fig. 49 *a—d*). Die doppelte Mündung (Fig. 48 *e*) ist wohl dadurch entstanden, dass die Schale ein Stückchen über dem ersten Peristom zertrümmert wurde, worauf das Thier diese Oeffnung als Schalenmündung benutzte. Das endständige untere Peristom ist also das normale. Der Fall zeigt zugleich die Fähigkeit, Schalendefecte wiederherzustellen. Sie scheint allerdings geringer als bei Pulmonaten, vielleicht weil das schwerere Medium des Wassers weniger Brüche zulässt. (Hierher 1283 u. a.)

Von *Haliotis* beschreibt E. A. Smith einige Abnormitäten der Form und des Spindelrandes, der verdickt war (1286). Viel wichtiger sind seine Angaben von derselben Schnecke, welche den Schalenschlitz betreffen (1284 und 1286). Danach sah er eine Schale mit zwei Löcherreihen und eine andere ohne jede Spur davon. Die letztere kann man sich aus der Thatsache erklären, dass die Larven keinen Schalenschlitz haben: man braucht sich nur eine geringe Verlängerung des Afterrohrs zu denken, und die Oeconomie des Thieres dürfte kaum leiden. Viel tiefere morphologische Abweichungen hat vermuthlich der Träger der ersten

Digitized by Google

Schale gehabt. Vielleicht kann man daran erinnern, dass die silurische *Tubina* mit ihrer fast symmetrischen, flach aufgerollten Schale drei Reihen von Löchern trägt in symmetrischer Vertheilung. Die meisten Autoren stellen sie zu den Bellerophontiden wegen der Aehnlichkeit der Schale und der Löcher mit denen von *Trematonotus*. Fischer will allerdings die Löcher nur für Zeichen abgebrochener Schalen halten und bringt das Thier bei den Delphinuliden unter.

Missbildungen an Cypraeenschalen, wie sie das Berliner Museum besitzt, scheinen auf Verletzungen des erweiterten Mantelrandes zu beruhen.

7) Der Deckel oder das Operculum.*)

Dass der Deckel eine Fussbildung ist, wurde früher ausgeführt gegenüber den Meinungen von Gray u. a., welche ihn als ein Homologon der zweiten Muschelklappe, und von Mörch, welcher ihn als das des Byssus der Lamellibranchien aufgefasst hatte. Ebenso habe ich aber die Möglichkeit offen gehalten, ihn doch mit der Schale in Parallele zu stellen und etwa der letzten Schulpe der Chitonen zu homologisiren. Allerdings entsteht hier die Schwierigkeit, dass schon beim Embryo der Gastropoden der Anus zwischen Schale und Deckel liegt, bei den Amphineuren aber hinter der Schale, worauf unter ähnlichem Gesichtspunkte Garstang hingewiesen hat.**) Von einer directen Beziehung kann also unter keiner Bedingung die Rede sein.

Aufklärung über die Bildung der verschiedenen Deckelformen verdanken wir Houssay aus Lacaze-Duthiers' Schule (1313). Sie hat in das dunkle Gebiet endlich erwünschte Klärung gebracht, wenn auch noch das Eine oder Andere zu thun bleibt.

Das Operculum ist ursprünglich ein Schalstück, welches, von der Aussenseite gesehen, entgegengesetzt gewunden ist, wie die Schale, zu deren Mündungsschluss es dient, also im Allgemeinen links gewunden. Nur *Atlanta* soll bei rechts gewundener Schale einen rechts gewundenen Deckel haben, wie Keferstein seinen Vorgängern gegenüber energisch behauptet. Pelseneer dagegen betont neuerdings, er sei links gewunden.

Der normalste Deckel kommt wohl den Trochiden zu; hier ist er eine kreisförmige, flache Scheibe, hat den Ausgangspunkt oder Nucleus in der Mitte und windet sich in regelrechter Spirale auf. Die Umgänge sind ebenso zahlreich wie die der Schale, zu der er gehört (Fig. 49 *c*).

Von dieser Grundform giebt es die mannigfachsten Modificationen, theils in Bezug auf die Gestalt, die Aufwindung, die Verschiebung des Nucleus, die Dicke etc., theils in Bezug auf Reductionen und Schwund.

*) Da die Structur und Bildungsweise des Deckels besser durchgearbeitet sind, als die der Schale, schalte ich hier erst das Operculum ein, um nachher auf die Schale zurückzukommen.

**) W. Garstang, The Morphology of the Mollusca. Science Progress V, 1896.

Digitized by Google

Reductionen. Im jugendlichen Zustande dürften alle Vorderkiemer gedeckelt sein; wenigstens ist für viele Formen, welche im Alter deckellos sind, das Organ an der Larve nachgewiesen. Nachher schwindet es vielfach, oft wohl durch einfaches Abwerfen, in anderen Fällen wohl so, dass es mit dem Wachsthum des Thieres nicht gleichen Schritt hält und die Schalenmündung nicht mehr abzuschliessen ist, bis schliesslich auch der letzte Rest schwindet. Bei *Volutharpa ampullaria* hatten nach Dall 15% einen Deckel, 10% zeigten Spuren der deckeltragenden Stelle, aber ohne Operculum, die übrigen gar nichts.

Der Deckel fehlt etwa folgenden Formen: auf dem Lande *Proserpina*, im Süsswasser nirgends, im Meere den Docoglossen und den Rhipidoglossen mit ähnlicher Schale, also Fissurelliden, Cocculiniden und Haliotiden, den meisten Stomatiiden, unter den Taenioglossen den Lamellariiden, den Capuliden, soweit man die mit einer Basalplatte versehenen als Hipponychiden von ihnen abtrennt, manchen von den ähnlich sesshaften Vermetiden, den Janthiniden, den Cypraeiden, den Doliiden. Unter den Stenoglossen ist der Procentsatz der deckellosen ziemlich hoch. Am leichtesten verständlich ist der Verlust bei coralliophilen mit verbogener Mündung, wie *Rhizochilus*; viel weniger unter den Bucciniden bei der erwähnten *Volutharpa*, bei den Mitriden, Marginelliden, Harfenschnecken, Cancellarien und Mangilien. Die ächten Oliven haben kein Operculum, wohl aber *Olivella* und *Ancilla*; ebenso schwanken die Volutiden, unter denen *Lyria* und *Volutolyria* operculat sind, wie unter den Voluten selbst *Voluta musica*. Dass *Wyvillea* keinen Deckel hat, könnte man vielleicht auf den abyssischen Aufenthalt schieben, wenn nicht verwandte Gattungen im Flachwasser dieselbe Eigenthümlichkeit hätten. Wohl aber kann man das Moment geltend machen für das abyssicole Genus *Pontiothauma* Smith (759). Natürlich schwindet der Deckel da, wo die Schale zurückgeht, was unter den genannten für Lamellarien zutrifft, ebenso für alle Heteropoden, ausser den Atlantiden, endlich für alle Schmarotzer. Hier bilden die Eulimiden den Uebergang und sind zum Theil noch gedeckelt.

Unter den fluviatilen wird der Deckel bei *Navicella* s. *Septaria* insofern reducirt, als die Schnecke sich in reissenden Gebirgsbächen an Felsen hält, wo sie ihn nie verwendet, daher er zum Theil von Weichtheilen umschlossen wird. — *Sigaretus* als Uebergang zu den Lamellarien hat einen Deckel, der die Mündung längst nicht mehr ausfüllt. Ebenso unzureichend ist er bei *Conus*, bei den Strombiden, bei der weitmündigen *Concholepas*. Bei *Strombus* hat er die Nebenaufgabe, als hintere Stütze des Springfusses zu dienen.

Taxidermie. Da der Deckel auf die Mündung der Schale gehört, ist man fortwährend gezwungen, seine Ränder und Flächen nach dem Peristom zu bezeichnen. Dabei ist es das Nächstliegende, die Orientirung am retrahirten Thier zu wählen, wobei also die Schale auf dem Operculum als Basis ruht. Diese Lage ist aber unnatürlich in Bezug auf das Thier,

Digitized by Google

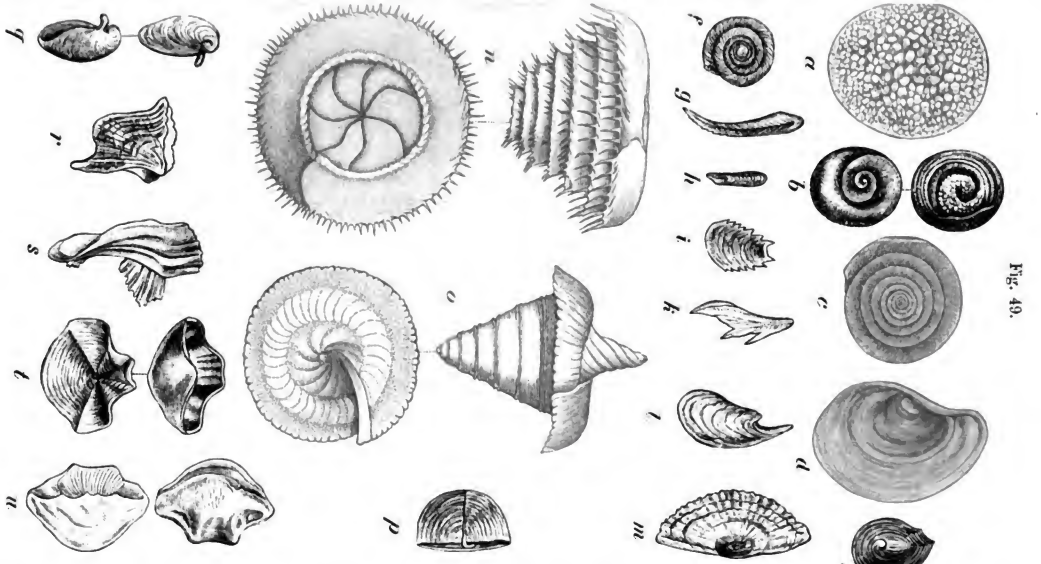


Fig. 49.

Verschiedene Deckel von Prosobranchien in verschiedenem Maassstabe, zum Zwecke genügender Deutlichkeit. *a Turbo sarmaticus* (Aussenfläche). *b Turbo (Callopoma)*, oben von der Aussen-, unten von der Innenfläche. *c Livona*. *d Ampullaria*. *e Digyreidum*. *f Aulopoma*.' *g Strombus*. *h Conus*. *i Nassa dispar*. *k Terebellum*. *l Struthiolaria*. *m Cassis*. *n Tenagodes Bernardi* Mörch., seitlich und von der Innenfläche. *o Torinia variegata* Gmel., wie *n*. *p Jeffreysia*. *q Rissoina Inca* d'Orb., von aussen und innen. *r Septaria*, von aussen. *s. Maclurites Logani* Salter, mit zwei Apophysen, von der Seite. *t Peltarion bilobatus* Deslongchamps. *u Neritiopsis radula*, von aussen und innen. (Nach Cooke, Fischer, Locard, Schlumberger.)

denn das hintere Fussende liegt jetzt nach vorn und die Oberseite nach unten. So kommt z. B. Houssay, der consequent nach der Mündung rechnet, in die Enge. Seine Bezeichnungen sind: „aussen" für den äusseren Lippenrand, also rechts (bei rechts gewundener Schale), „innen" für den Spindelrand, „vorn" für die linke Vorderecke, und „hinten" für die rechte Hinterecke, „oben" für die Aussenfläche und „unten" für die Innenfläche. Wenn man sich nun über die Ungereimtheit hinwegsetzt, dass „vorn" und „hinten" auch für die entsprechenden Fusspartien gebraucht wird, dass der Theil des Spindelwinkels unmittelbar an der Columella als „hinten" und die Fussspitze als „vorn" genommen wird, so bleibt doch unter allen Umständen der Widerspruch, dass die Aussenfläche, die nach unten liegt, „supérieur" genannt wird. Man muss offenbar Ausdrücke, welche mit der verschiedenen Lage des kriechenden oder retrahirten Thieres ihren Sinn ändern, also „oben" und „unten", „vorn" und „hinten" vollständig vermeiden.*) Ich schlage daher folgende Terminologie vor:

für die Ränder: a. Lippenrand, rechts, der Aussenlippe entsprechend,
b. Spindelrand, links, der Innenlippe und Spindel entsprechend,
c. Siphonalecke, jene Ecke, in welcher bei den Siphonostomen der Sipho ansitzt, also in der Mündung links vorn,
d. Suturalecke, das Ende der Aussenlippe, also rechts hinten am Peristom;

für die Flächen: a. Aussenfläche,
b. Innenfläche, welche den Weichtheilen aufliegt.

Nur für die Siphonalecke ist hinzuzufügen, dass der Ausdruck auch für die Holostomen gebraucht werden muss für den Punkt, wo der Sipho, wenn er vorhanden wäre, ansitzen würde.

Die Innenfläche des Deckels zerfällt in zwei Theile:

a. Die Insertionsfläche, an welcher der Deckel festsitzt, d. h. die Endfläche des Spindelmuskels, die Deckelfacette, disque operculigère. Sie liegt stets der Columella möglichst genähert, also am Spindelrande links.

b. Der nicht angewachsene, freie Theil der Innenfläche, in den meisten Fällen die grössere Hälfte, am Lippenrand, von der Sutural- bis zur Siphonalecke. Sie ist zugleich die Rückenfläche des Deckellappens, der bis zum Muskel reicht.

Verschiedene Formen des Deckels.

Die Formen mit centralem Nucleus und regelmässiger, der Schale an Umgängen gleichkommender Aufwindung sind selten genug. Einen

*) Keferstein ist von ähnlichen Erwägungen ausgegangen und hat einen Lippenrand, einen Spindelrand, einen oberen und einen unteren Rand zu unterscheiden vorgeschlagen. Wie erwähnt, haben seine Vorstellungen nicht allgemeine Beachtung gefunden.

Digitized by Google

Uebergang zeigen Deckel von *Calcar* (1413), die im Innern eng gewunden sind, wie die von *Trochus*, deren Spira sich aber plötzlich stark erweitert, also gewissermaassen eine alloistrophe Deckelspirale. In den meisten Fällen geht die Drehung langsamer und die Windungszahl wird geringer, das multispirale oder das polygyre Operculum wird paucispiral oder oligogyr. Aber auch das ist bloss möglich bei holostomen Schalen. Bei Siphonostomen weicht der Umriss so weit von der Kreisform ab, dass die Drehung ganz aufgehoben werden kann. Dann rückt der Nucleus von der Mitte weg an den Spindelrand und wird excentrisch marginal, oder er rückt an die Spindelecke und wird apical. *Lyria* hat einen Deckel, der in der Jugend einen fast centralen und elliptischen Nucleus hat; später wird derselbe subapical und sublateral, bei der erwachsenen Schnecke ist er apical. Aber der Nucleus kann auch ganz verschwinden, und auf der Aussenfläche kann ein System concentrischer Linien auftreten. *Paludina* und *Bythinia* z. B. haben solche concentrisch gestreifte Deckel. Es kommt aber auch vor, dass der Deckel im Innern eine Spirale zeigt und aussen concentrisch ist. Darauf beruht die Abtrennung des Genus *Digyreidum Let.* (Fig. 49 *e*) von *Bythinia* (593); eine ähnliche Form haben die unter *Callopoma* zusammengefassten *Turbo*-Arten. Solche umgewandelte Formen können trapezoidal, nagel- oder klauenförmig sein, statt rund oder elliptisch (Fig. 49 *g—l*). Der Lippenrand kann Fortsätze bekommen, wie er bei den Strombiden in einzelne, bei *Trichotropis* in viele Zacken ausläuft; Nassiden können auf zwei Seiten Zacken tragen (Fig. 49 *i*). Die Fläche kann sich krümmen in manchmal wechselnder Richtung. Die Aussenfläche kann becherartig vertieft sein, wie bei *Diplommatina* und *Cyathapoma*, sie kann sich ebenso hervorwölben, wie bei *Torinia*, den Vermetiden, *Horiostoma* und *Cyclonema*. Seltener ist auch die Innenfläche kegelförmig, wie bei Vermetiden (Fig. 49 *o*).

Andere Complicationen entstehen durch Auflagerungen auf der Innen- und Aussenfläche. Die Aussenfläche trägt bei manchen *Turbo*-Arten kalkige Excrescenzen, bei *Cyathapoma* ein äusserst zierliches, papierdünnes Kalkband, das senkrecht zur Fläche steht und, von innen nach aussen höher werdend, in einer regelmässigen Spirale aufgewunden ist. Dabei zeigt es noch eine starke Kräuselung. Ueberhaupt zeichnen sich die Deckel der Landdeckelschnecken durch mannigfaltige Zierlichkeit aus, bei meist polygyrer Aufwindung. *Aulopoma* hat einen hohlen Deckel, der täuschend einem Planorbis ähnelt (Fig. 49 *f*). Die Windungsränder der paläozoischen Horiostomen sind bisweilen fein ausgefranst, und bei dem verwandten *Cyclonema* war das Operculum hohl.

Die Innenfläche trägt bei den Neritinen einseitig am Spindelrand eine Apophyse als eine dreiseitige, etwas gedrehte Pyramide. Sie fällt weg bei der nächstverwandten *Navicella*, sie tritt in anderen Familien wieder auf, bei *Rissoina* (Fig. 49 *g*) und *Hydrocaena*. Zwei ungleiche Apophysen finden sich bei den paläozoischen Macluriten (Fig. 49 *s*), und bei den verwandten Neritopsiden *(Neritopsis* und *Naticopsis)* wird die

Digitized by Google

Form so abenteuerlich, dass man die fossilen Vorkommnisse lange unter besonderen Gattungsnamen *(Peltarion)* bei anderen Thiergruppen (Cephalopoden, Chitoniden, Brachiopoden) unterzubringen suchte (Fig. 49 *t*). Hier sehen wir keine Apophyse, sondern eine Auflagerung auf der Innenfläche, die auch sonst oft genug eine Verstärkung bewirkt. Alle diese Dinge gewinnen ihr Verständniss erst, wenn man sich auf die Bildung des Organs einlässt. Eine mediane Apophyse s. u.

Moseley hat gezeigt, dass die Schneckenlinie auf den Deckeln eine logarithmische Spirale ist und machte am Deckel von *Turbo*, dessen Unterseite so auffallend die Spirallinie zeigt, eine Reihe von bestätigenden Messungen. Er mass in einem Radius die in ihm lagernden Radii vectores nach einander und bemerkte, dass diese Radien der aufeinander folgenden Windungen in demselben Verhältniss zu einander stehen und dass dasselbe Verhältniss für die Radii vectores jedes anderen Radius statt hat. Eins von Moseley's Beispielen ist folgendes:

Radii vectores gemessen	Verhältniss	Radii vectores gemessen	Verhältniss
0,6 cm	2,29	0,4	2,31
1,25	2,32	0,925	2,30
3,02		2,125	
0,5	2,30	0,45	2,30
1,5	2,30	1,05	2,24
3,45		2,35	

G. Sandberger fand bei dem Deckel von *Turbo rugosus* folgende successive Durchmesser der Windungen und die zugehörigen Quotienten einer logarithmischen Spirale, wo also der Quotient 3/2 vorherrscht:

Successive Windungsdurchmesser	Quotienten	Successive Windungsdurchmesser	Quotienten
1,51	3/2	1,20	3/2
0,95	3/2	0,75	3/2
0,58	3/2	0,46	3/2
0,39	3/2	0,29	3/2
0,25	3/4	0,19	4/3
0,16		0,14	

Im Grossen und Ganzen kann man wohl die Deckel mit Houssay in folgende Kategorien bringen, zu denen ich die wichtigsten Beispiele füge:

1) Der spiralige Deckel, bald poly-, bald oligogyr, im ersteren Falle meist mit centralem Nucleus, im letzteren oft mit excentrischem. Polygyre Opercula haben etwa: Trochiden, Cyclostomatiden, Delphinuliden, manche Turbiniden *(Horiostoma, Cyclonema)*, viele Cyclophoriden *(Pomatias, Pupina, Hybocystis, Cataulus, Alycaeus, Craspedopoma, Leptopoma, Cyclophorus, Asperostoma, Cyathopoma, Cyclosurus)*, manche Sola-

Digitized by Google

riiden *(Torinia)*, Valvaten, manche Melaniiden *(Pachychilus)**), Turritelliden, manche Cerithiiden *(Potamides)*, *Modulus*. Olygyre Deckel in verschiedenster Abstufung finden sich bei Turbiniden, Neritiden, Eulimiden, *Choristes, Adeorbis, Seguenzia, Oocorys*, Naticiden, Aciculiden und Truncatelliden, Cyclostomatiden, manchen Cyclophoriden *(Opisthostoma, Diplommatina)*, Assimineen, Hydrobiiden, Rissoiden, *Litiopa, Skenea, Homalogyra*, Littorinen, Pleuroceriden, viele Melaniiden, Planaxiiden, Cerithiiden — Atlantiden.

2) Deckel, deren Nucleus ganz von der Mitte wegrückt, so dass es zu einer eigentlichen Spirale nicht mehr kommt („opercules à nucléus non central"). Der Umriss schwankt hier vom annähernd kreisförmigen zum ovalen, gestreckten, klauenförmigen. Es gehört hierher das Gros, das noch bleibt, mit spärlichen Ausnahmen, also: die Nariciden und Xenophoriden (bei *Xenophorus* mit einem eigenthümlichen Strahlensystem, das von dem Nucleus ausgeht und in der Mitte der rechten Fläche endigt — 1338 —, es hängt wohl mit einer streng differenzirten Chitinogene zusammen, s. u.), Trichotropiden, Struthiolariiden, Chenopodiden, Strombiden (am Lippenrande grob gezähnt), Cassiden (ein regelmässiges Kreissegment mit Strahlen vom Centrum) (Fig. 49 *m*), die Stenoglossen.

3) Concentrisch gestreifte Deckel („opercules à nucléus central"). Der Mittelpunkt, nicht immer streng central, wird von einem System concentrischer Anwachslinien umgeben: Paludinen, Ampullarien, Bythinien, Hydrocaenen, auch wohl die Neritopsiden.

4) Festgewachsene Deckel. Sicher gehört hierher *Hipponyx*. Inwieweit verwandte Capuliden in Betracht kommen, ist noch nicht entschieden. *Amalthea* wird von Fischer betrachtet als eine Hipponychide ohne Operculum, nach Dall (367) ist eine Basalplatte vorhanden, und zwar ist dieselbe dünn, wenn sie auf Steinen, dick, wenn sie auf Echinusstacheln aufsitzt, also je nach der Oberfläche der Unterlage.

Ich möchte noch eine fünfte Kategorie hinzufügen:

5) Deckel mit medianem Kamm. Der grosse, gewölbte Deckel der Doliumlarve oder *Macgillivrayia* hat eine mediane Apophyse, eine Crista, die sich auf der Fläche erhebt, den Spindelmuskel in zwei gleiche Hälften theilt und seine Insertionsfläche vergrössert (Fig. 50). Dieses Operculum wird abgeworfen; eine ähnliche, noch strenger symmetrische Form ist bleibend bei *Jeffreysia* (Fig. 49 *p*).

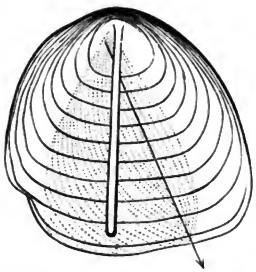
---

*) Die Melaniiden und Verwandten wechseln stark, entsprechend den Abstufungen der Siphonalbildung an Schale und Mantel. Neuerdings geben Sarasin's ein crasses Beispiel (Ueber die Molluskenfauna der grossen Südwasserseen von Central-Celebes. Zool. Anz. 1897, pag. 308). Der Deckel von *Melania toradjarum* Sar. ist danach polygyr wie der von einem *Trochus*, der Nucleus liegt in der Mitte. (Ringsum sitzt eine unregelmässige Verbreiterung.) *M. granifera* Lam. dagegen hat ein stark oligogyres Operculum mit fast apicalem Nucleus.

Digitized by Google

Im Allgemeinen genommen, wird man eine gesetzmässige Entwickelung nicht verkennen können: Ursprünglich ist der Deckel polygyr wie die Schale, dann nimmt die Zahl der Windungen ab; weiter rückt der Nucleus immer mehr aus dem Centrum heraus nach dem Rande und der Spindelecke zu, während der Lippenrand dem Peristom entsprechende Umrissänderungen durchmacht. Uebergänge finden sich auch hier wieder namentlich in den Familien, deren Schalen bald holo-, bald siphonostom sind — Melaniiden, Cerithiiden. Von dieser mehr oder weniger regelmässig, mit wenigen Seitenzweigen aufsteigenden Reihe entfernen sich eine grössere Anzahl abweichender Formen unter besonderen Anpassungen, die sich bald im Verlust des Deckels, bald in mannigfacher Umbildung seiner Gestalt bethätigen.

Fig. 50.



Operculum der Doliumlarve (*Macgillivrayia*) von der Unterseite. In der Mitte eine erhabene Leiste. Der Pfeil giebt die Linie an, nach welcher ein System feiner Körnchen convergirt. (Nach Simroth.)

Zusammensetzung und Bildung des Deckels.

Histologisch besteht das Operculum aus mindestens zwei Substanzen, Kalk und Chitin. Dabei bleiben Unklarheiten nach zwei Seiten. Beim Kalk scheint es, dass meist Calcit vorliegt; doch ist nicht untersucht, ob und inwieweit Aragonit vorkommt. Noch unsicherer ist die Grenze zwischen Chitin und Conchin*). Meist wird die Deckelsubstanz als Chitin bezeichnet, doch an einzelnen Stellen wird auch Conchin angegeben (s. u.).

Rein aus Kalk dürfte kein Deckel bestehen, doch tritt oft das Conchin weit hinter dem Kalk zurück an Quantität. Im Allgemeinen kann man sagen, dass Kalk um so mehr vorkommen kann, je alterthümlicher die Schnecke ist, je tiefer sie im System steht, wobei nicht ausgeschlossen ist, dass auch unter den primitiveren Formen rein chitinöse Deckel vorkommen, wofür das alterthümlichste Prosobranch, *Pleurotomaria*, das

*) Die chitinartige Schalensubstanz der Mollusken wird bekanntlich nach Frémy Conchiolin, doch auch Conchyliolin und Conchyolin genannt. Theils die Unsicherheit, theils die Umständlichkeit in Zusammensetzungen, wie Conchiolinogen, macht eine Vereinfachung wünschenswerth; ich schlage daher kurz „Conchin" und „conchinogen" vor, Ausdrücke, welche vollkommen sachlich und bequem sind und dabei jede Verwechslung ausschliessen.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel VI.

Habitusbilder.

Taenioglossa. (**Brevicommissurate Neotaenioglossen** Haller.)
(Fig. 6—16 **Taenioglossa semiproboscidifera** Bouvier,
Fig. 17—23 **Taenioglossa rostrifera** Bouvier.)

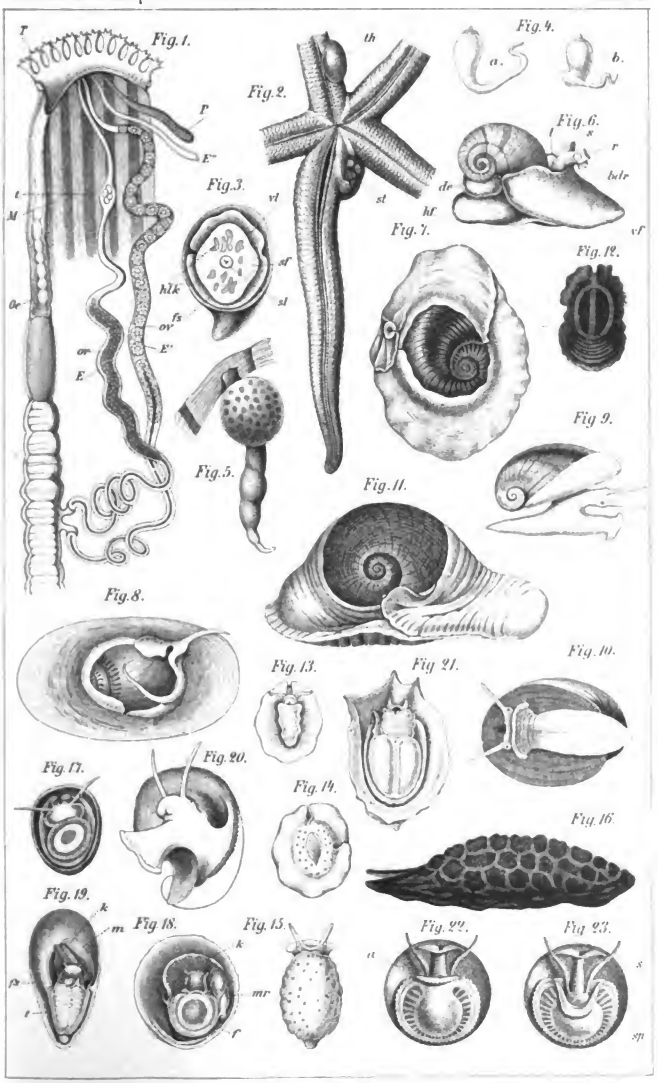
Digitized by Google

Fig.

1. *Entoconcha* (*Helicosyrinx*) *mirabilis* J. Müll., in *Synapta digitata*. *T* Tentakeln, *Oe* Speiseröhre, *M* Längsmuskeln, *P* Poli'sche Blase der Synapta, *E*, *E'*, *E''* Entoconcha. *t* Hodenkapseln, *ov* Ovar.
2. *Linckia* mit *Stilifer* (*st*) und *Thyca* (*th*).
3. *Thyca ectoconcha* Sar. *Fs* Fuss, *hlk* Hautstücke der *Linckia*, mit dem Scheinfuss des Schmarotzers verwachsen, *sf* Scheinfuss, *sl* Schlundkopf, *rl* Velarfalte.
4. *Stilifer Linckiae* Sar., in nat. Gr.
5. *Entocolax Ludwigii* Voigt, an der Haut von *Myriotrochus Rinkii* angeheftet.
6. *Natica josephina* mit ausgestrecktem Rüssel. *bdr* Bohrdrüse, *de* der den Deckel verbergende hintere Schalenlappen des *Metapodiums hf*, *r* Rüssel, *s* vom Fusse gebildeter Sipho, *t* Fühler, *rf* Propodium.
7. *Natica glauca* Humb. Links der vom Fusse gebildete Sipho.
8. *Natica monilifera* Lam.
9. *Velutina haliotidea* O. F. Fabric., von rechts.
10. Dieselbe, von unten.
11. *Sigaretus concavus* Lam.
12. *Lamellaria nigra* Blainville.
13. *Lamellaria latens* Müller, von unten.
14. *Marsenina prodita* Lovén.
15. *Oncidiopsis glacialis* M. Sars.
16. *Lamellaria* (*Chelynotus*) *tongana* Quoy.
17. *Calyptraea rugosa* Desh., von unten.
18. *Crepidula fornicata*, von unten.
19. *Janacus unguiformis*, von unten.
20. *Capulus hungaricus* L.
21. *Amathina tricarinata* Gmel.
22. *Hipponyx antiquatus* L., von oben. *a* Vertiefung im Gestein, von dem Thier erzeugt.
23. Derselbe, von unten. *s* Unterseite der Schale, sp. „Organe en spatule" (Fuss).

Fig. 1, 7, 8, 17 nach Bronn-Keferstein (Joh. Müller, Forbes, Hanley und d'Orbigny). Fig. 2—4 nach Sarasin. Fig. 5 nach W. Voigt. Fig. 6 nach Schiemenz. Fig. 9, 10 nach Meyer und Moebius. Fig. 11, 12, 16, 20, 21 nach Tryon (Chenu, Blainville, Quoy, Forbes und Hanley, Adams). Fig. 13, 14, 15 nach Fischer (O. Sars). Fig. 18, 19 nach Haller. Fig. 22, 23 nach P. Fischer.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel VII.

Habitusbilder.

Taenioglossa. (**Longicommissurate Neotaenioglossen** Haller.) (**Taenioglossa proboscidifera siphonostomata** Bouvier), Fig. 8 **Rhachigloss.**

Digitized by Google

Fig.

1. *Ranella gigantea* Lam.
2. *Ranella leucostoma* Lam.
3. *Triton variegatus* Brug. ♂ Der Penis ist sichtbar.
4. *Columbella lanceolata* Sow.
5. *Dolium perdix* Lam.
6. *Pirula* (*Pyrula*) *ficus* L.
7. *Pirula* (*Pyrula*) *decussata*, von unten.
8. *Pirula* (*Pyrula*) *tuba* Lam. (*Hemifusus s. Semifusus tuba* Gmel.) ♂. Der Penis ist sichtbar.
9. *Cassis glauca* L.

Fig. 8 gehört an den Schluss von Taf. XI. Der Fehler ist durch die ältere Nomenclatur im Bronn-Keferstein entstanden. Fig. 1, 3, 4, 5, 8 nach Bronn-Keferstein (Quoy). Fig. 2, 6, 9 nach Tryon (Quoy, A. Adams). Fig. 7 nach Brehm-O. Schmidt.

Digitized by Google

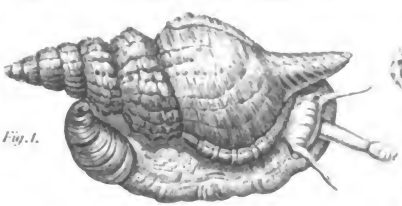


Fig. 1.

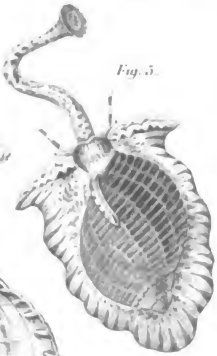


Fig. 5.

Fig. 2.

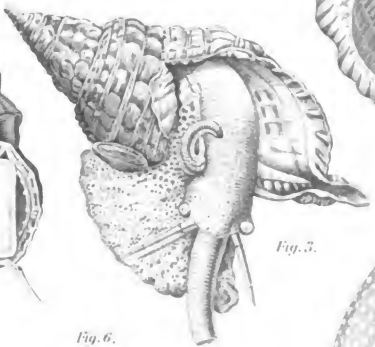


Fig. 3.

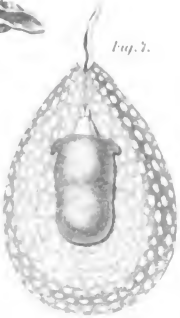


Fig. 7.

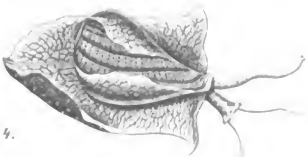


Fig. 6.

Fig. 4.

Fig. 8.

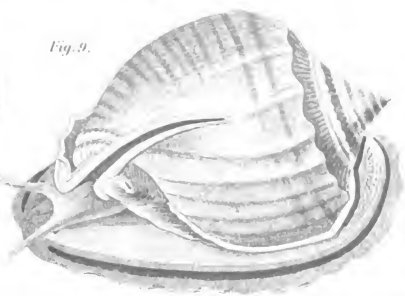


Fig. 9.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel VIII.

Habitusbilder.

Taenioglossa. (**Longicommissurate Neotaenioglossen** Haller.)
(Fig. 1 **Taenioglossa proboscidifera siphonostomata** Bouvier,
Fig. 2—9 **Taenioglossa rostrifera** Bouvier.)

Digitized by Google

Fig.

1. *Cassidaria* (*Morio*) *echinophora* L.
2. *Strombus canarium* L.
3. *Terebellum subulatum* L.
4. *Pteroceras lambis* L., von unten. *rp* Deckel, *os* Schnauze, *vf* Propodium.
5. *Rostellaria rectirostris* Lam.
6. *Chenopus* (*Aporrhais*) *pes pelecani* L.
7. *Struthiolaria crenulata* Lam.
8. *Phorus* (*Xenophora*) *exutus* von unten. *op* Deckel.
9. *Narica cancellata* Quoy et Gaim., von unten.

Fig. 1, 4, 5, 6, 9 nach Bronn-Keferstein (Poli, Quoy, A. Adams). Fig. 2, 7 nach Tryon (Quoy, Kiener). Fig. 3 nach Fischer (A. Adams). Fig. 8 nach Lankester (R. Owen).

Digitized by Google

Fig. 1.

Fig. 3.

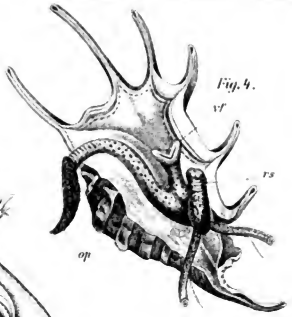


Fig. 4.

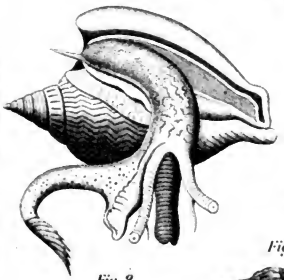


Fig. 2.

Fig. 5.

Fig. 9.

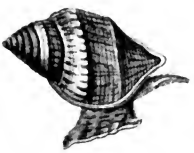


Fig. 7.

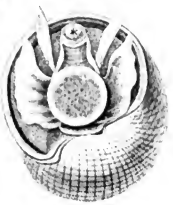


Fig. 6.

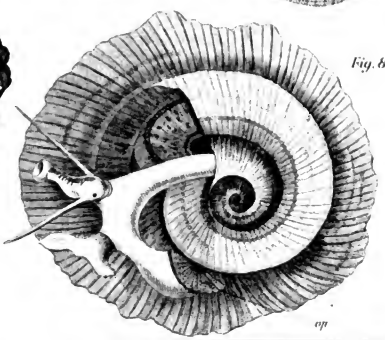


Fig. 8.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel IX.

Habitusbilder. Heteropoda.

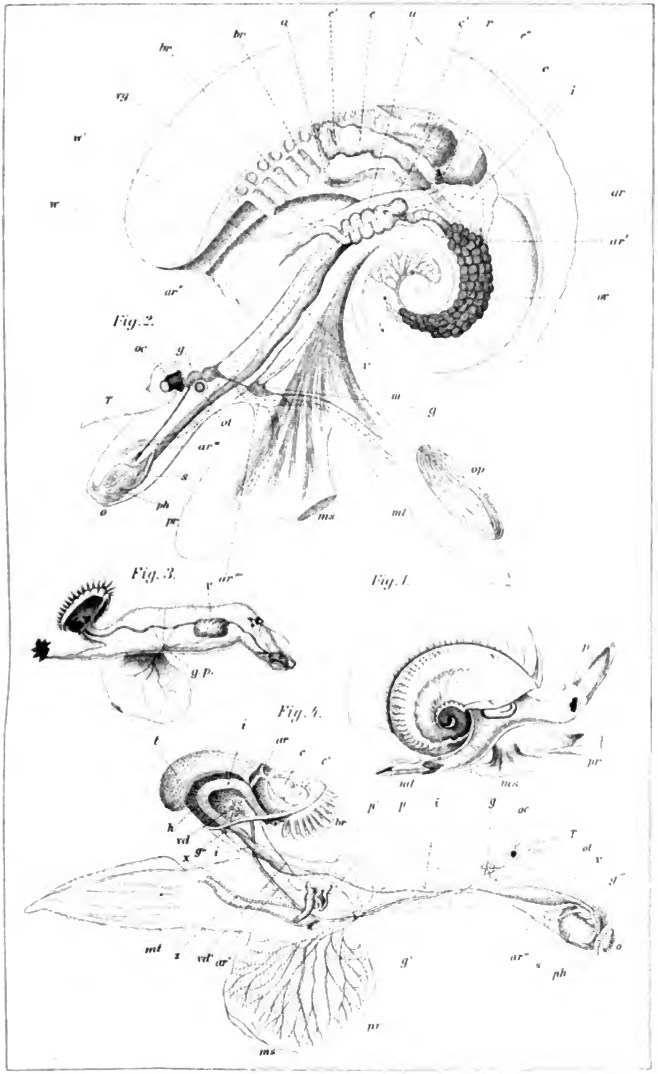
Digitized by Google

Fig.

1. *Oxygurus Keraudrenii* Les. *ms* Mesopodium, *mt* Metapodium, *p* Penis, *pr* Propodium.
2. *Atlanta Peronii* ♀. *a* After, *ar* Aorta, *ar'* Aorta visceralis, *ar''* Aorta corporalis, *ar'''* Arteria cephalica, *ar''''* Arteria pedalis, *br* Kieme, *c* Herzkammer, *c'* Vorkammer, *e* Excretionsorgan, *e'* äussere, *e''* innere Oeffnung desselben, *g* Schlundring, *i* Darm, *m* Spindelmuskel, *ms* Mesopodium, *mt* Metapodium, *o* Mund, *oc* Auge, *op* Operculum, *ot* Otocyste, *ov* Ovarium, *ph* Pharynx, *pr* Propodium, *ps* Schnauze, *r* Receptaculum seminis, *s* Speicheldrüsen, *T* Tentakel, *u* Uterindrüse, *v* Magen, *vg* Vagina, *w* Wimperorgan (Osphradium), in der Figur undeutlich ausgefallen, *w'* Ganglion desselben.
3. *Cardiapoda placenta* Eyd. et Soul. *gp* Pedalganglien, *v* Magen.
4. *Carinaria mediterranea.* Sow. ♂ *a* After, *ar* Aorta, *ar''* Aorta corporalis, *ar'''* Arteria cephalica, *br* Kieme, *c* Herzkammer, *c'* Vorkammer, *g* Cerebralganglien, *g'* untere Schlundganglien, *g''* Mantelganglion, *g'''* Buccalganglien, *h* Leber, *i* Darm, *ms* Mesopodium, *mt* Metapodium, *o* Mund, *oc* Auge, *ot* Otocyste, *p* Penis, *p'* Anhang desselben (Drüsenruthe). *ph* Pharynx, *pr* Propodium, *t* Hode, *T* Fühler, *v* Magen (Kropf), *vd* Vas deferens, *vd'* Wimperrinne zwischen der männlichen Geschlechtsöffnung und dem Penis, *x* Ende der Leibeshöhle, *z* Drüsenstreifen, welche die hinteren Arterien begleiten.

Alle Figuren nach Bronn-Keferstein. Fig. 1 und 3 nach Souleyet. Fig. 2 nach Gegenbaur. Fig. 4 nach Keferstein.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

auffälligste Beispiel ist. Dagegen scheint der Kalk unter den Rhachiglossen und den höheren Taenioglossen so gut wie ausgeschlossen. Ausdrücke wie „hornig" und „knorpelig" bezeichnen selbstverständlich nur die Consistenz des Chitins oder Conchins. Für die Vertheilung der Substanzen, welche Schichten aus Kalk oder Chitin bestehen, scheint kaum eine Regel zu existiren. Dieselbe Schicht, die bei einer Form kalkig ist, kann bei einer andern chitinös sein.

In der Regel scheinen zwei Schichten vorhanden zu sein, eine Aussenschicht und eine Innenschicht, welche letztere Houssay auch nach der ihr häufig zukommenden Beschaffenheit den Firniss nennt, in complicirteren Fällen eine dritte, die Adventivschicht. Ihnen entsprechen drei verschiedene Ursprungsstellen:

a. Der Rand an der Spindelseite. Hier findet in einer Querlinie eine unausgesetzte Secretion statt, welche die erste und wichtigste Grundlage für das Operculum bildet. Dementsprechend ist häufig, wiewohl bei Weitem nicht immer — die Linie zu einer mehr oder weniger breiten Spalte auf dem Fussrücken, unmittelbar über dem Deckel vertieft. Diese Deckelspalte oder Opercularspalte (fente pédieuse, durch schwarze oder braune Färbung scharf abgehoben) hat im Innern gewöhnlich gefaltete Wände, deren Epithel eine besondere Structur aufweist (s. u.). Gewöhnlich kommt hier eine einfache oder doppelte Chitinlamelle heraus, die Grundlage des Deckels. Dadurch, dass die continuirliche Abscheidung unausgesetzt nachdrängt, wird der Deckel zu einer rotirenden Bewegung auf der Endfläche des Spindelmuskels, an dem er haftet, gezwungen, und es entsteht die links gewundene Spirale, die Moseley als eine logarithmische erkannte. Wenn die Zuwachslinie sich indess nicht auf jene schmale Spalte beschränkt, sondern etwas breiter an der Spindelseite sich ausdehnt, so dass schliesslich der ganze Spindelrand des Columellarmuskels, mit entsprechend umgewandeltem Epithel, fortwährend neue Zuwachsstreifen erzeugt, dann entsteht das oligogyre Operculum, oder gar da, wo eine siphonale Verlängerung jede eigentliche Aufwindung verhindert, das einfache concentrische Streifensystem um einen apicalen oder marginalen Nucleus.

b. Der freie Theil der Deckelfacette (lobe operculigère). Der Spindelmuskel haftet an der Spindelseite, der Deckel aber schiebt sich fortwährend über ihn hinweg, so dass er an der Lippenseite immer mehr frei wird. Auf diese freie Fläche secernirt der freie Theil der Deckelfacette schichtweise einen Firniss, der gelegentlich am Lippenrande sich mehr oder weniger auf die Aussenfläche umschlägt. Tullberg nennt den Firniss indifferente Saumsubstanz. Wenn bei spiraligen Deckeln eine Rotation statthat, muss jedesmal der Firniss der Lippenseite nach einer Drehung um 180° wieder an den Spindelrand kommen; und nun lagern sich die Zuwachsstreifen auf den Firniss, so dass der Deckel aus abwechselnden Schichten von Firniss und Zuwachsstreifen sich aufbaut. — Anders bei den Deckeln mit apicalem Nucleus, bei denen

Digitized by Google

die Drehung ausgeschlossen ist. Hier bleibt natürlich der Firniss auf der Lippenseite. Dabei kann es kommen, dass die intermittirend abgeschiedenen Schichten des chitinösen Firnisses über den Rand hinausgreifen bis in die Ebene der Aussenfläche. Sie erscheinen jetzt als concentrische Streifen, parallel zum Lippenrande. Beim concentrischen Deckel sind also die Streifen auf der linken und rechten Hälfte ganz verschiedenen Ursprungs, die links sind normale Zuwachsstreifen, die rechts stammen vom Firniss. Dabei kann sich der Spindelmuskel vergrössern und mit seiner Insertionsfläche bis auf den Firniss hinübergreifen, wie bei *Paludina*.

c. Die Adventivschicht. Im Umkreis des Spindelmuskels, dessen Endepithel im Allgemeinen verkümmert oder zu einem schwer nachweisbaren Haftepithel herabsinkt (?), kann eine Linie höherer Epithelzellen bestehen bleiben, die meist rinnenförmig einsinkt. Houssay bezeichnet das Gebilde schlechtweg als „chitinogène", sagen wir chitinogene Linie oder Rinne. Diese Rinne kann nach innen, auf die Endfläche des Muskels, Knospen treiben. Eine solche Knospe dringt zunächst ungefähr radiär vor und wächst dann zu einer Kreislinie aus, die mit dem Umfang der Muskelfläche concentrisch und entsprechend enger ist. Von hier kann sich eine dritte, noch engere chitinogene Rinne bilden u. s. f. Alle diese Linien secerniren und zwar im Allgemeinen Kalk. Wenn nun der Muskel allmählich sich verschiebt, oder, was dasselbe besagt, die älteren Theile des Deckels nach dem Lippenrande wegrücken, so werden nothwendiger Weise die Secretlinien zu Secretschichten, von denen immer eine flach auf der anderen ruht. Die jüngste, kleinste, chitinogene Rinne bildet natürlich die kleinste Schicht, die den anderen zu innerst aufgelagert ist. — In manchen Fällen erfolgt die Sprossung der chitogenen Rinne nicht so, dass sie concentrische Kreise oder Ellipsen ergiebt, sondern es resultirt ein unregelmässiges Labyrinth. —

Hiermit gehe ich zur Erörterung der einzelnen Beispiele über (1413).

a. Spiralige Deckel.

Littorina littorea. Der oligogyre Deckel (XVIII, 1) zeigt ein feines, braunes System von Anwachsstreifen; sie sind nicht streng tangential zur Spirale, sondern um 15° dazu geneigt und um $^1/_{15}$ mm von einander entfernt. Sie reichen nicht zur Peripherie, welche vielmehr von einem gelben Firniss gebildet wird. Ueber dem Deckel hat der Fuss (XVIII, 3) eine schwarze Opercularspalte. Schnitte zeigen (XVIII, 4), dass aus der Spalte ein doppeltes Band herauskommt. Das untere legt sich als hyaline Membran auf die Endfläche des Muskels, an welcher der Deckel haftet; das äussere bildet durch Aufstauchung die Zuwachsstreifen. Die freie Lippe sondert den hellen Firniss *v* ab, welcher über den Rand weggreift. Die mannigfachen Falten an der Decke des Spaltraumes tragen, ebenso wie die Lippe, ein Epithel aus verlängerten spindelförmigen Zellen, die, am stärksten in der distalen Hälfte, dicht mit gelben Körnchen erfüllt

Digitized by Google

sind, so dass der Kern völlig verdeckt ist. Dazu kommen an der Opercularspalte noch einige tiefschwarze Körnchen von unregelmässigem Umriss. Die Bänder scheinen aus einzelnen Fäden zusammengeschweisst zu werden, welche aus den Falten der Opercularspalte hervorkommen. Die Fäden entstehen durch Verklebung der gelben Körnchen in den Zellen.

Der Deckel von *Cerithium vulgatum* ist ähnlich; doch finden sich an Stelle der Opercularspalte nur einige Falten mit den gelben, langen Körnchenzellen. Der Firniss greift nicht über den äusseren Rand weg; dafür ist er dicker und geschichtet. Zwischen den Zuwachsstreifen finden sich gelegentlich Lücken, welche von bohrenden Algen herzurühren scheinen.

Der dicke Deckel von *Turbo argyrostomus* ist oval und ähnlich dem von *Littorina*, doch mit zahlreicheren Windungen mit mehr centralem Nucleus. Die Aussenfläche hat einen gelben Chitinüberzug, von dem sich die Spira braun abhebt. Auf der Innenfläche ragt eine engere Spirallinie als scharfe Kalkleiste hervor. Ein Schnitt (XVIII, 5) zeigt dreierlei Schichten, eine chitinöse und zwei kalkige. Die oberflächliche Chitinlage, mehrfach geschichtet, entspricht den äusseren Zuwachsstreifen von *Littorina*. Die Kalkschichten B gehören zu demselben System und sind mit jenen gleichzeitig und unmittelbar unter ihnen am Spindelrande des Muskels, bez. an seiner Endfläche erzeugt. Die Kalklagen A dagegen entsprechen dem Firniss und sind von der Aussenlippe der Deckelfacette gebildet. Der Deckel dreht sich auf der Muskelendfläche. Würde beim Weiterwachsen der jüngste Theil B eine halbe Umdrehung machen und damit vom Muskel weg nach dem Lippenrande kommen, dann würde er eine Schichte A erhalten; nach abermaliger halber Umdrehung würde er wieder links liegen, eine neue Schichte B würde sich ihm auflagern. Die beiden Kalkschichten unterscheiden sich durch ihre Streifensysteme. Die Schichten B büssen diese mit der Zeit ein und werden glasig *(d)*, wie die hellen Stellen, d. h. der Kalkspath verwandelt sich in Aragonit. Die dunkle Spirallinie auf der Aussenfläche entsteht durch das Uebereinandergreifen der Chitinschichten.

Cyclostoma elegans (XVIII, 6, 7, 8) hat zu oberst eine Kalkschicht, darunter eine hyaline Chitinlage, darunter ziemlich dicke Schichten von Chitinfirniss. Die Kalkschicht hat am Rande rings eine Hohlkehle, zu der die Zuwachsstreifen parallel sind. Zwischen den Kalklagen bemerkt man überall gelbe Chitinstreifen, mit anderen Worten: der Kalk ist in ein chitinöses Stroma abgelagert. Ferner sieht man zwischen den Kalkschichten Löcher, welche im angeschliffenen Deckel ebenso als radiäre, gekrümmte Lücken erscheinen. Ihre Bedeutung ist unklar. Die hyaline Lage kommt aus einer Opercularspalte. Unmittelbar neben oder über ihr hat der Fuss einen Wulst, welcher in die Hohlkehle passt und die Kalkschicht liefert. Der Wulst hat die entsprechenden Spindelzellen (XVIII, 9). Die Aufwindung ergiebt sich von selbst. Die Löcher sind theilweise drusenartig mit kleinen Kalkkryställchen, nachträglichen Umwandlungsproducten, ausgekleidet.

Digitized by Google

Der kreisrunde, hornige Deckel von *Trochus cinerarius* und *Trochus granulatus* ist polygyr mit centralem Nucleus. Die Umgänge sind eng. Die kleine kreisförmige Endfläche des Muskels sitzt excentrisch unter dem Spindelende. Die Unterseite ist mit einem glatten Firniss bekleidet, der auch die Insertionsfläche überzieht. Die Abscheidung geschieht, den engen Umgängen gemäss, von einem schmalen Querwulst auf dem Fussrücken; die Zuwachsstreifen stehen steil aufgerichtet, fast senkrecht zu der Deckelfläche. Der Deckel dreht sich selbstverständlich relativ schnell um den Muskel, wobei dieser natürlich fortwährend seine Lage auf der Innenfläche verändert. Die grosse freie Fläche der Deckelfacette sondert schichtweise den Firniss ab. Sie ist über und über fein gefaltet. Die Falten sind mit sehr langen Zellen besetzt. In den Zellen verfolgt man die allmähliche Umwandlung der Körnchen mit Färbungsmitteln. Die Körnchen der proximalen Hälfte werden durch Methylgrün blau gefärbt, die der distalen werden vom Farbstoffe nicht beeinflusst. Die Drehung, bez. die Rotation der runden Muskelinsertion um die Mitte des Deckels bringt es mit sich, dass dieselbe fortwährend auch über die fertigen Firnissschichten hingleitet.

Der oligogyre, innen complicirte Deckel von *Neritina fluviatilis* mit seiner Apophyse geht doch bloss auf dieselben Bildungsmomente zurück, die wir bisher fanden (XVIII, 10). Die ganze Apophyse steckt natürlich im Integument; der Muskel inserirt sich an ihrer Spindelfläche und bewirkt das scharfe Auf- und Zuklappen des Deckels am geraden Spindelrand der Schale (s. o.), mit dem er ein richtiges Charnier bildet (während sonst die Opercula beim Ausstülpen und Retrahiren des Thieres sich in einer spiraligen Curve bewegen). Die Insertionsfläche des Muskels trägt ein calcigenes Epithel aus den langen Spindelzellen; sie sondern Schicht auf Schicht ab. Unmittelbar darüber hat der Fuss noch eine wenig tiefe Opercularspalte, aus welcher eine oberflächliche Chitinschichte entstammt. Der freie Theil der Deckelfacette liefert einen chitinigen Firniss *v*. Der Schnitt sagt mehr als eine ausführliche Beschreibung. In den Kalkschichten sieht man noch feine strahlige Linien, senkrecht auf die Zuwachsstreifen. Beim Entkalken ergeben sie sich als organische Lagen, die zwar dem Chitin gleichen, aber doch wohl, da sie sich durch Carmin färben lassen, zum Conchin zu rechnen sind.

Natica ampullaria hat noch einen spiraligen Deckel, aber mit nur kleinem, excentrischem Gewinde, also entsprechend schneller Zunahme. Eine Opercularspalte fehlt, doch entstehen die üblichen Zuwachsstreifen aus dem Spindelrande des Muskels, ebenso ein geschichteter Firniss auf der Lippenseite, mit den durch die Drehung gesetzten Verschiebungen. Aber zwischen den beiden Lagen liegt gewissermaassen noch ein kleiner Deckel, dessen Ränder denen des grossen parallel sind. Diese Adventivschicht ist auf chitinogene Zellen der Muskelfläche zurückzuführen, und das macht den Uebergang zur zweiten Kategorie.

Digitized by Google

b. Deckel mit apicalem oder marginalem Nucleus.

Das in der Mitte gewölbte Operculum von *Purpura lapillus* ist aussen von einem structurlosen Blatt überzogen; durch dasselbe scheinen die Zuwachslinien hindurch (XVIII, 11). Die Innenfläche (XVIII, 12) zeigt auf der Lippenseite einen dicken Belag von Firniss, welcher zum Theil auf die freie Insertionsfläche des Muskels übergreift. Diese hat eine Anzahl concentrischer Ellipsen, deren grosse Axen nicht zusammenfallen, sondern sich allmählich verschieben. Die Ellipsen bedeuten ebenso viele Stufen einer Terrasse. Die Bildung ist die folgende (XVIII, 13): Spirale Aufwindung wird durch den Sipho verhindert. Die hyaline Aussenschicht ist das Product einer Opercularspalte. Unmittelbar darunter, bez. dahinter bei *a* ist das Epithel in einer Querlinie verlängert und zu chitinogenen Zellen geworden. Diese Querlinie liefert die Zuwachsstreifen unter circa 45° aufgerichtet gegen die hyaline Aussenschicht. An der nächsten Stufe *b* ist das Epithel auf der Muskelendfläche abermals erhalten unter der Form chitinogener Zellen u. s. f. Wir haben Adventivschichten. Der Firniss wird in Lagen von dem freien Lippentheil der Facette geliefert. Eigenthümlich ist ein feines Streifensystem, welches die Schichten der Terrasse senkrecht zu den Linien der Zuwachsstreifen durchsetzt. Die Streifen enden in einem feinen schwarzen Punkt unter der hyalinen Aussenlamelle. Anscheinend sind sie weiter nichts als die Verlängerungen der chitinogenen Zellen*). Doch lässt sich diese Anschauung nicht halten; denn einmal stehen sie viel enger als die Zellen, sodann gehen sie continuirlich von einer Schichte der Terrasse in die nächste über. Sie können daher bloss als die Folge einer nachträglichen secundären Umwandlung aufgefasst werden. In polarisirtem Lichte erscheinen sie abwechselnd in complementären Farben, welche bei jeder Drehung eines Nicols um 90° umschlagen, so dass der eben rothe Streif grün wird und umgekehrt. Alles Uebrige ergiebt sich aus den Wachsthumsverschiebungen von selbst.

Bei *Purpura haemastoma* wird der Deckel mehr trapezoidal; die Adventivschicht zeigt auch die Stufen von ähnlicher Form. Der Firniss ist schmaler und springt nur in der Mitte mit einem zahnartigen Fortsatz gegen das Centrum vor. Er hat etwa den Contour eines Limaxkiefers.

Hier schliesst sich *Concholepas peruvianus* an (XVIII, 14), dessen ovales Operculum symmetrisch gebaut ist. Der gelbe Firniss hat eine Rinne *s*. Die rothbraune Adventivschicht hat an der Lippenseite am Firniss eine ebene Fläche, daneben eine abschüssige. An der Lippenseite sieht man endlich, ziemlich breit, die Aussenschicht mit eigenthümlich gekreuzter Zeichnung. Sie geht am Rande in eine feine hyaline Lamelle *l* über.

Pisania maculosa hat einen klauenförmigen Deckel. Es fehlt die Opercularspalte und mit ihr die mehr homogene Aussenschicht. Man kann

*) Ihnen entsprechen die kommaartigen Punkte im Deckel der *Macgillivrayia* (s. o.).

Digitized by Google

die Schnittfigur von *Purpura lapillus* (XVIII, 13) dafür setzen, wenn man die Schicht *l* weglässt. Im Innern der Muskelfläche findet sich nur eine chitinogene Stelle, daher nur eine Terrassenstufe gebildet wird. Beide Stufen sind durch eine tiefschwarze Linie getrennt, die sich von unregelmässigen schwarzen Partikelchen herleitet, welche ausser den gelben Körnchen in den chitinogenen Zellen sich finden (s. o.). Der Firniss ist dick und geschichtet.

Der muschelförmige Deckel von *Buccinum undatum* ist genau wie der von *Purpura* aufgebaut, doch ohne hyaline Lamelle. In der Muskelfläche sieht man durch Spaltung neue Kreise chitinogener Zellen sich bilden. Solche werden ausserordentlich zahlreich bei *Triton nodiferus*, je weiter nach dem Centrum zu, desto unregelmässiger (XVIII, 15). Die äussere Schicht besteht aus schräg aufgerichteten Lagen, dann kommt die Terrasse der Adventivschichten, dann ein ausserordentlich dicker, geschichteter Firniss aus mehr oder weniger horizontalen Lagen, welche am Lippenrande über die erste Schichte hinausgreifen und den Umfang erweitern. Zwischen diesen Firnisslagen fand Houssay Bryozoën eingeschlossen, ein Beweis für intermittirende Abscheidung. Die Thiere konnten sich nur während einer Pause angesiedelt haben. Etwas einfacher in Bezug auf die chitinogenen Ringe ist der Deckel von *Triton cutaceus; Murex brandaris* schliesst sich an, hat aber ausserdem eine tiefe Opercularspalte, welche eine hyaline Aussenlamelle einfasst. Die horizontalen Firnisslagen greifen weiter über den Rand hinaus. Das wird noch stärker bei dem sehr dicken braunen Firniss von *M. inflatus*.

In Bezug auf das intermittirende Wachsthum des Deckels mag eine Bemerkung Keferstein's hier eingeschaltet werden. Er vermuthet, dass die Unterbrechungen dieselben sind wie bei der Schale, dass also das Operculum ebensoviel Zuwachsstreifen und Schwielen hat als das Gehäuse. So nahe liegend die Annahme ist, so reicht doch sein Material zu einer genauen Prüfung des Verhältnisses nicht aus, und meines Wissens hat niemand die Frage wieder aufgenommen. Die Thatsache, dass jüngere Thiere mit weichem Schalenrand, also in starker Schalenbildung begriffen, sich mit Fuss und Deckel viel weiter ins Gehäuse zurückziehen können, als erwachsene, deutet wohl nicht auf Coincidenz der Perioden in der Zunahme von Schale und Operculum.

c. Deckel mit concentrischen Zuwachsstreifen.

Diese Deckel schliessen sich unmittelbar an die letztgenannten an, mit dem einzigen Unterschiede, dass der Firniss viel weiter über den Lippenrand hinwegreicht und dass seine Lage schräg nach der Peripherie abfällt, daher sich auf dieser Hälfte die Zuwachsstreifen ergeben. Die der anderen Hälfte stammen, wie überall, vom Spindelrande. Sie finden sich bei holostomen Formen, wie es scheint, bei besonders breiter Mündung; zum Mindesten macht sich eine Ergänzung durch reichliche und breite

Digitized by Google

Firnissschichten nothwendig. Sie können ebenso kalkig sein, als bloss chitinös. Als Muster kann *Paludina vivipara* gelten (XVIII, 16). Der Spindelmuskel greift weit auf den Firniss über, ist aber dafür weniger compact. Der Deckel ist chitinös. Bei *Ampullaria polita* ist er kalkig, aussen aber noch von einer Chitinschicht bekleidet und auf der Innenfläche von einer horizontal geschichteten, kalkigen Adventivschicht überlagert, welche, vom Muskel mit seinen Calcigenen erzeugt, den mittleren Theil einnimmt und gleicherweise über die beiden Grundschichten der *Paludina* hinweggreift. Der Deckel von *Bythinia tentaculata* ist ganz ähnlich ohne den chitinösen Ueberzug. Die Adventivschicht ist breiter und aus einem Dutzend Lagen gebildet. Es ist charakteristisch für die concentrischen Deckel, dass diese dritte Schicht nie unter Firnissschichten geräth, sondern allein die innerste Lage bildet.

d. Der festgewachsene Deckel von *Hipponyx cornucopiae*.

Auch dieses Operculum lässt sich ohne Schwierigkeit nach seiner Structur auf die übrigen zurückführen. Die Aussenschicht ist nicht mehr nachzuweisen. Wir unterscheiden bloss (XVIII, 17) die Innenschicht, welche von der freien Fläche der Deckelfacette gebildet wird, und die Adventivschicht, welche den hufeisenförmigen Muskel liefert. Sie ist in dem Schnitt zweimal getroffen. Beide Schichten setzen sich aus zahlreichen Lagen zusammen. Ihre Lagen sind indess keineswegs continuirlich, und die Adventivschicht wird durch Verwitterung leichter zerstört.

Missbildungen. Regenerationen.

Es ist früher, wiewohl selten, Regeneration des Operculums angegeben. Da aber die normale Bildung des Organs nicht verstanden wurde, lohnt es nicht, darauf einzugehen. Dasselbe dürfte von dem doppelten, ja dreifachen Deckel gelten, den Jeffreys bei *Bucciuum undatum* beobachtete. Neuerdings hat Bergh einen doppelten Deckel von *Clionella semicostata* beschrieben*). Er spricht von Deckel und Nebendeckel. Wie man aus der Abbildung ersieht, handelt es sich um ein concentrisch gestreiftes Operculum. Der obere oder vordere Theil (Fig. 51) dürfte daher seine Streifung der Aussenschicht verdanken; die hintere Hälfte jedes Streifens, die nach hinten convex ist, kommt dagegen vermuthlich auf Rechnung der Innenschicht oder des Firnisses; der Nebendeckel ist muthmaasslich weiter nichts als ein losgelöster Theil dieses Firnisses, der Lippenrand der Deckelfacette ist an der einen Schale

Fig. 51.

Doppeltes Operculum von *Clionella semicostata* Kiener, abnorm (nach Bergh.)

*) Bergh, Beiträge zur Kenntniss der Coniden. Nova acta leopoldina LXV., 1865, 13 T.

Digitized by Google

in der Secretion fortgefahren, nachdem schon der Deckel fertig gebildet war; das überflüssige Stück passt nicht mehr in die Mündung der Schale und ist daher abgegliedert. Mir erscheint die Interpretation wenigstens sehr naheliegend.

Chemische Zusammensetzung.

Wenn die Franzosen die organische Substanz in den Deckeln meist Chitin nennen, so ist wohl bloss an die physikalische Aehnlichkeit zu denken und in chemischem Sinne Conchin dafür zu setzen. Das Verhältniss zwischen organischer und unorganischer Substanz, zwischen Conchin und Kalk, wechselt in den Deckeln jedenfalls viel stärker als in der Schale, bei einem „hornigen" Operculum dürfte der Kalk gleich Null sein. Doch liegen wenig exacte Untersuchungen vor. Im Kalkdeckel von Turbo fand W. Wilke nach Keferstein

Calciumcarbonat	98,72 %,
Organische Substanz	1,28 %,
Magnesiumphosphat	Spuren.

Schlossberger giebt für das Operculum von *Turbo rugosus* 96,5 % Calciumcarbonat an.

8) Der Bau der Schale.

Da uns vom Baue der Schale keine so einheitliche und übersichtliche Darstellung vorliegt wie vom Operculum, habe ich das letztere vorangehen lassen. Die Untersuchungen, und zwar die erfolgreichen, gehen weit zurück. Von neueren nenne ich vor allen die von Tullberg (200), von Thiele (197) und von Moynier de Villepoix (156, 157).

Die Schale kann normal als aus drei Schichten bestehend betrachtet werden, von aussen nach innen:

1) dem Periostracum (Oberhaut, Epidermis),
2) dem Ostracum,
3) dem Hypostracum.

Das Periostracum wird vom äussersten Mantelrande gebildet, das dazu besondere Umbildungen zeigt (s. u.); das Ostracum besteht aus einer wechselnden Anzahl von Lagen, die nacheinander von den vorderen, distalen Theilen des Mantelrandes abgesondert werden, die oberflächlichste vom Rande unmittelbar unter dem Streifen, der das Periostracum erzeugt, die nächste von den daran stossenden Manteltheilen und so fort. Das Hypostracum ist nach Thiele ein Product des Schalenmuskels und entsteht mithin zuletzt und am weitesten von der Mündung entfernt. Doch scheint dieser Punkt am meisten angreifbar*). Zum mindesten wird man

*) Thiele ist von Schalen ausgegangen, die, wie Patella, einen ausgedehnten Zusammenhang mit dem Schalenmuskel haben; diese dürften eine unsichere Grundlage bilden. Bei Trochiden rechnet er noch die Perlmutter zum Ostracum und nimmt einen inneren

Digitized by Google

schwerlich alle Theile, welche weit im Innern des Gewindes entstehen, auf die secernirende Thätigkeit des Muskels zurückführen dürfen, z. B. das Septum bei Schalen, die nachher decollirt werden. Zweifellos behält der Mantel, in dem weiten Sinne der Bedeckung des Intestinalsackes, also die ganze vom Mantelrande umschlossene Rückenfläche des Integumentes bei vielen Formen noch lange die Fähigkeit, Schalentheile nach Bedarf zu resorbiren (s. o.) oder umzubilden, wie bei den Neritiden (s. o.). Auch kann die normale Ausbildung des Mündungsrandes normaler Weise mit Resorptionen Hand in Hand gehen (s. u.).

Ebenso ist es noch immer ein Gegenstand der Discussion, ob die Schale lediglich ein Product des Mantels darstellt oder ob auch andere Theile, zum Mindesten der Fuss, an der Abscheidung sich betheiligen, eine Frage, die natürlich für die Vergleichung der Schichten bei den verschiedenen Formen von Wichtigkeit ist. Cooke bezeichnet noch jetzt die Betheiligung des Fusses bei solchen Gattungen, wo die seitlichen Fusstheile auf die Schale sich zurückschlagen, als sicher; er führt *Cymbium, Oliva, Ancillaria, Cassis, Distortio* als Beispiele an. Freilich stützt er sich auf die Autorität Gray's von 1833. Experimentelle Untersuchungen sind zur Entscheidung nicht angestellt, so nöthig sie sein mögen.

Es liegt wohl am nächsten, dem Fuss nur eine mässig polirende Thätigkeit zuzusprechen, höchstens eine resorbirende, welche das Periostracum wegnimmt, aber wohl keine activ bauende.

Auf den alten Streit, ob die Schale eine Cuticularbildung, bez. eine Absonderung sei, oder ob sie auf selbständigem Wachsthum beruhe, brauche ich mich wohl nicht wieder einzulassen. Er ist zu Gunsten der ersten Alternative entschieden, trotzdem v. Nathusius noch vor kürzerer Zeit wieder für die zweite eingetreten ist, so wie O. F. Müller für die Lamellibranchien. Allerdings steht die Schale auch nach ihrer Herstellung noch in dauerndem wichtigen Connex mit dem Thiere; denn eine leere Schale verändert sich weit schneller als eine bewohnte. Vermuthlich hat man an eine fortgesetzte Durchtränkung mit Mantelsecreten oder mit Blut zu denken, ohne die grössere Widerstandsfähigkeit in ihrem eigenen Leben oder Belebtsein suchen zu müssen. Bei Pulmonaten würde vielleicht Nalepa die Einwirkung auf dem Wege der von Leydig entdeckten und von ihm näher untersuchten Intercellulargänge zwischen den Epithelzellen geschehen lassen, wenn diese Gänge aussen sich öffneten, was besonders von Schiemenz geleugnet wird. Man kann ebensogut an die Zellen selbst als Flüssigkeitslieferanten denken. (Ueber die Imbibitionsfähigkeit der Schale siehe unten.)

Belag der oberen Windungen als Hypostracum, ohne den Beweis, dass er auf den Muskel zu beziehen ist. Und da er bei Lamellibranchien Perlmutter bald als Theil des Periostracums, bald als Hypostracum ansieht, kann seine Eintheilung bei Gastropoden kaum als durchgreifend anerkannt werden.

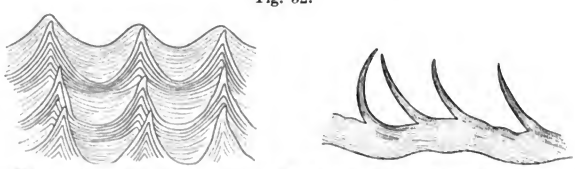
Digitized by Google

Will man auf die Beschreibung im Einzelnen eingehen, dann stösst man fast überall auf Schwierigkeiten wegen der Schichtengrenzen. Von einem Periostracum redet man zumeist da, wo eine deutliche braune, gelbliche oder grünliche Conchinschicht aussen aufgelagert ist, weniger bei glatten oder polirten Schalen, wie *Cypraea, Oliva* oder *Terebra.* Bei *Oliva* z. B. wird es als dünnes, transparentes Häutchen angegeben. Ursprünglich ist es wohl überall vorhanden, denn es dient nicht nur als Schutz für die Kalkschichten, sondern stellt die erste Platte dar, gegen die sich der Kalk ablagert. In manchen Fällen wird es dick und erhebt sich in hornige Dornen und Stacheln, am stärksten wohl bei *Triton olearium,* wo es der Schale ein zottiges Aussehen verleiht. Bei *Neritina* beschreibt es Claparède als zellig, allerdings ohne Kerne, immerhin jedenfalls von eigenthümlich wabigem Bau, der ein Plattenepithel vortäuschen kann.

Der Schutz, den es gewährt, ist wohl weniger mechanisch, als gegen Angriffe von parasitirenden Organismen, Algen und Thieren gerichtet; nach seiner Zerstörung wird die Schale leicht erodirt. Auf der Unterseite des Periostracums von *Strombus* fand v. Nathusius vereinzelte Kalkkrystalle.

Bei *Buccinum* scheint das Periostracum nach Tullberg aus schräg von innen nach aussen verlaufenden Schichten abgelagert zu sein; die papillenähnlichen Bildungen an denselben werden dadurch erzeugt, dass die äusseren Ränder mehrerer an einander liegenden Schichten in eine

Fig. 52.



Flächenansicht und Querschnitt des Periostracums von *Buccinum undatum* (nach Tullberg).

Reihe kleiner spitzer Zähne auslaufen (Fig. 52). Beobachtungen über die Bildung des Periostracums an frischem Materiale im Zusammenhange mit dem Thiere, wie sie für Pulmonaten und Lamellibranchien vorliegen, stehen meines Wissens für die Prosobranchien noch aus. Bei Formen, die sich an Fremdkörpern festheften, wie *Vermetus*, oder die solche auf der Schale befestigen, wie *Xenophorus* (XX, 4), muss wohl das Periostracum anfangs klebrig sein.

Die kalkigen Theile sind noch weniger scharf zu sondern, wie oben angedeutet. Man kann im Allgemeinen von einer Porzellan- (Prismen-, Waben-) und einer Perlmutterschicht reden; die erstere ist wieder in Lagen von verschiedener Structur gesondert; die unterste Lage

Digitized by Google

ist häufig, namentlich schön unter den Rhipidoglossen, von Perlmutter gebildet, bei höheren Formen treten andere Structuren dafür ein. Dazu kommen dann Ablagerungen, die vom Spindelmuskel ausgehen, ohne dass meines Erachtens, wie gesagt, darauf ein weiter verbreitetes Hypostracum als breite Schicht, welche die ganze Schale unten auskleidete, gegründet werden könnte.

Bei *Patella,* wo der Unterschied am klarsten, ist das Ostracum nach Thiele (197, II) in der Mitte am schwächsten und nimmt nach dem Rande zu, umgekehrt ist das Hypostracum, das den Rand ringsum frei lässt, in der Mitte von beträchtlicher Dicke (Fig. 53). An der inneren Fläche des Ostracums treten bei *Patella coerulea* Bänder, aus alternirend schräg stehenden Nadeln zusammengesetzt, zu Tage. Man kann sie schon mit freiem Auge wahrnehmen. Sie lassen die äusserste Schalenlage unter dem Periostracum, welche das Pigment enthält, frei. Ebenso ist der Schalenbau bei den Fissurelliden. Aehnlich ist's bei *Haliotis*; die äussere Schicht des Ostracums, das allein den Rand bildet, enthält das Pigment, die innere ist perlmuttern; in der Perlmuttermasse sind feine, zu den Anwachsstreifen senkrecht gerichtete Züge von kleinen Pigmentkörnchen sichtbar. Das Hypostracum ist schwer wahrzunehmen. Leichter bei den Trochiden, wo es nach demselben Autor in einiger Entfernung vom Rande anfängt und die oberen Windungen ganz ausfüllt, während das Ostracum aus der äusseren pigmentirten und der inneren Perlmutterlage besteht. Das Hypostracum zeigt eine Schichtung wie bei den Patellen. Auch bei *Litorina* soll dasselbe, wiewohl schwächer, doch deutlich sein und die oberen Windungen nahezu ausfüllen.

Fig. 53.

Längsschliff durch die Schale von *Patella*. *os* Ostracum. *hp* Hypostracum (nach Thiele).

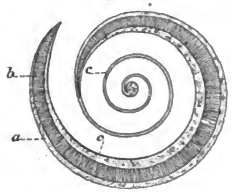
Von dem häufigen Wechsel und den gröberen Verschiedenheiten der einzelnen Lagen geben die älteren Arbeiten von Carpenter und Bowerbank gute Anschauungen. Ueber das Detail des Baues und die Beziehungen der Elemente, aus denen die verschiedenen Lagen sich zusammensetzen, zu einander, sind wir dagegen im Ganzen nur mangelhaft unterrichtet, zum mindesten nur an einzelnen Beispielen. Meist wird die Porzellanschicht als aus drei Lagen gebaut angegeben, und das scheint die Regel zu sein, so bei *Conus* im äusseren Umgange (Fig. 54), wobei die inneren Theile bis zur Papierdünne resorbirt sind (s. o.), bei *Strombus* u. a. Doch kommen jedenfalls noch viele Abweichungen vor, wofür ich den Schnitt einer *Oliva* anführe (Fig. 55). Selbstverständlich bedingen Ort und Richtung, woher und in welcher der Schliff genommen ist, mancherlei Differenzen.

Wie aber auch die Gruppirung der Lagen im Ganzen sein möge, stets scheint innerhalb der eigentlichen Porzellanschicht dieselbe Elementar-

Digitized by Google

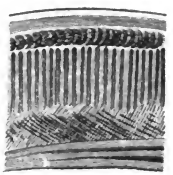
structur zu herrschen, wie sie zuerst durch Rose und nachher genauer durch Nathusius an *Strombus* klargestellt wurde. Das Element ist eine Kalkfibrille, mehr oder weniger auf ein Aragonitindividuum zurückzuführen, umgeben von einem organischen Conchinhäutchen; in der Entstehung scheint es zurückzuführen zu sein auf ein Kalkalbuminat, das sich nach der Secretion in eine gerinnende organische Aussenmembran und den

Fig. 54.



Querschliff durch die Schale von *Conus*. *a*, *b*, *c* die verschiedenen Schichten.

Fig. 55.



Schalenschliff von *Oliva*.

erhärtenden, mehr weniger einheitlich krystallisirenden Kalk zerlegt, wie Moynier de Villepoix für andere Weichthiere neuerdings bestätigt hat (1448).

Schwierigkeiten bietet dabei nur die Anordnung und gegenseitige Beeinflussung dieser Fibrillen. Ist ihre Länge und die Form ihres Querschnitts nur durch gegenseitigen Druck bedingt? Wirken die Krystallaxen der verschiedenen Individuen in gleichem Sinne zusammen, so dass innerhalb der einzelnen Schicht alle in gleichem krystallographischen Sinne orientirt sind? zum Mindesten soweit die Schalenkrümmung dies zulässt? Wodurch wird überhaupt die Richtung der Fibrillen in den verschiedenen Lagen über und neben einander in demselben Schnitt bedingt? Durch Zufälligkeiten in Wachsthum oder Richtung der secernirenden Zellen des Mantelrandes? oder durch mechanische Ansprüche zum Zwecke genügender Schalenfestigkeit? Wie wirken alle diese und andere Factoren zusammen? Welches sind die maassgebenden?

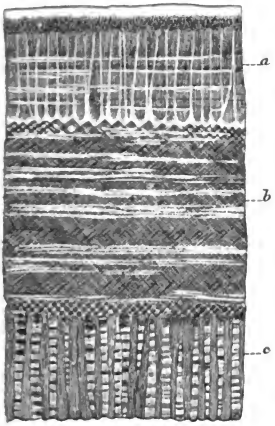
Auf diese Fragen ist leider noch keine Antwort gefunden (s. u.). Wohl aber scheint wenigstens das Princip, nach dem sie in den Schichten liegen, aufgeklärt. Legt man durch ein Schalenstück, bei dem man drei Lagen deutlich unterscheiden kann, einen Schliff in der Querrichtung, also parallel zur Schalenmündung, so besteht die äussere und innere Lage aus schrägen Linien, die sich unter einem Winkel von circa 90° kreuzen, also unter circa 45° geneigt sind. Nach Tullberg sind die Winkelverhältnisse etwas abweichend. Die Mittelschicht umgekehrt setzt sich aus senkrechten Prismen oder Säulen mit feinen Querlinien zusammen. Dabei wird von mehr oder weniger vermischten Horizontalen, die den Zuwachsstreifen entsprechen, abgesehen. Sowohl die prismatische, wie

Digitized by Google

die schräge Kreuzstreifung beruht auf abwechselnd dunkeln und hellen Linien, die sich scharf nach der Beleuchtung richten; bei Drehung von 90° verschwinden die Unterschiede mehr, bei Drehung von 180° werden die hellen und dunkeln Stellen des Bildes vertauscht.

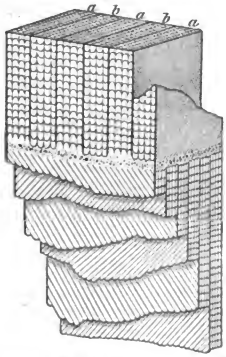
Ganz genau so verhält sich ein Schliff, der senkrecht zum vorigen geführt wurde, also in der Längsrichtung der Schale; nur sind auch hier die Verhältnisse vollkommen vertauscht, so dass die äussere und innere Lage jetzt prismatisch erscheinen, die mittlere aber gekreuzt (Fig. 56).

Fig. 56.



Schliff durch eine noch junge Schale von *Fusus* (*Leiostoma*) *bulbiformis* Lam. (Eocaen). *a*, *b*, *c* die Schichten. Vergr. 40:1 (nach Zittel).

Fig. 57.



Schema der Schale von *Strombus*, um die Querschnittsbilder zu erklären (nach v. Nathusius). *a*, *b* die verschiedenen Fibrillenschichten.

Die Erklärung liegt nach v. Nathusius so, dass die Fibrillen, die Tullberg Stäbchen nennt, und die sich durch Säuren z. T. isoliren lassen, in Platten vereinigt sind (Fig. 57). Die Platte steht senkrecht zur Schalenoberfläche, die Fibrillen liegen dagegen schräg dazu unter 45° und zwar in den benachbarten Platten nach entgegengesetzten Richtungen einfallend und sich somit kreuzend. In der Innen- und Aussenschicht stehen die Platten parallel zu den Längsrippen.

v. Nathusius warnt schon davor, dieses Schema gleichmässig auf alle Schalentheile anzuwenden. Die Muskelschicht kann sich mehr nach unten senken und bald ganz zur inneren werden, also unter nunmehriger Umkehr der Richtungen. Derartige Abweichungen werden wohl durch das verschiedene Verhalten des Mantelrandes, je nach den Phasen des

Digitized by Google

Wachsthums, bedingt. Hierüber verdanken wir Tullberg die besten Aufschlüsse, wenigstens für *Buccinum* (Fig. 58).

Danach haben wir in einem Längsschliff, derselben Längsrippe folgend, vier Schichten:

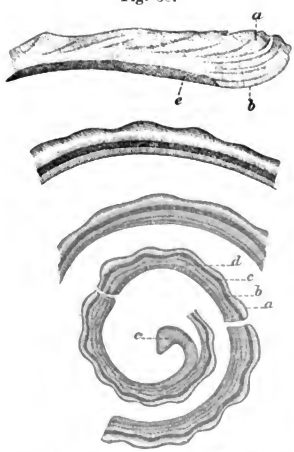
die äussere (*a*) scheint aus unregelmässigen, schräg gestellten, säulenähnlichen Bildungen zu bestehen,

die zweite (*b*) zeigt sich aus viel regelmässigeren, senkrecht gegen die innere Fläche gestellten Säulen zusammengesetzt,

die dritte (*c*) zeigt eine doppelte Streifung schräg laufender Linien,

die vierte (*d*) beschränkt sich auf die oberen Windungen, die der zweiten ganz ähnlich ist, also auch aus säulenartigen Gebilden besteht. Sie nimmt gegen die Spitze des Gehäuses an Dicke zu und bildet da allein die abschliessenden Septen (*e*), durch die die Spitze abgeschlossen wird, nachdem sich das Thier herausgezogen hat.

Fig. 58.



Sector aus einem Schalenschliff von *Buccinum undatum*. Er geht durch die verdickte Lippe der Mündung. *a*, *b*, *c*, *d* die vier Schichten. *e* Stück eines Septums (nach Tullberg).

Bei jüngeren Exemplaren mit noch nicht fertig gestellter Lippe fängt die äusserste Schicht am Lippenrande selbst an, die zweite gleich innerhalb davon und die dritte noch ein wenig weiter nach innen. Bei älteren Thieren, bei denen die Aussenlippe sich zu verdicken begonnen hat, sind die zweite und dritte Schicht mehr hervorgehoben.

Auf Schliffen, senkrecht zur Längsrichtung, ist das Bild, das die einzelnen Lagen bieten, das umgekehrte, genau wie bei *Strombus*.

Die äussere Schicht scheint den höchsten Gehalt an organischer Substanz zu besitzen. Hier verlaufen die Zuwachslinien in verschiedenen Richtungen mehr oder weniger wellenförmig. Die unorganischen Theile sind in unregelmässige streifige Säulen geordnet. Es gelingt hier weniger, durch Säuren Kalknadeln zu isoliren.

Im Vergleich mit *Strombus* meint Tullberg, dass diesem die äussere Schicht von *Buccinum* völlig fehle. Warum *Buccinum* eine solche bildet, ist schwer zu sagen. Eine Merkwürdigkeit ist's, dass diese Schicht beim weiteren Wachsthum zum guten Theile wieder weggenommen wird, und zwar local. Vor dem jeweiligen Innenrande der Lippe bildet sich nämlich eine rinnenartige Vertiefung, lediglich auf Kosten der äusseren Schicht, wie Tullberg meint, um die Schale für die Auflagerung des weiter-

Digitized by Google

wachsenden äusseren Umgangs zu glätten. Wie die Rinne zu Stande kommt, ob durch Ausnagen mittelst der Radula, oder durch eine Säure der Speicheldrüsen, oder durch ein saures Secret des Mantelrandes, lässt Tullberg unentschieden. Man hat wohl an eine Wirkung des Mantelrandes zu denken, aber an ein Secret, welches zugleich mit dem Kalk Conchin zu lösen vermag, in Parallele zu den Resorptionen bei *Cornus* u. a.: *Strombus* verfährt anders, um die Unebenheiten des vorletzten Umganges vor der weiterwachsenden Innenlippe auszugleichen, er resorbirt sie nicht, sondern er lagert eine structurlose Kalkschicht ab, auf welche dann erst die normalen Schalenschichten abgelagert werden. Bei *Trochus* findet sich dieselbe innere Schicht wie bei *Buccinum*, doch ohne dass Resorptionen oder Schalenausgleichungen vorkämen. Eine zweite und dritte Schicht liegen darunter, entsprechend denen von *Buccinum*, darunter folgt die Perlmutterschicht, welche der innersten vierten *Buccinum*-Schicht an die Seite zu stellen ist.

Die Perlmutterschicht ist der von *Mytilus* äusserst ähnlich, unterscheidet sich aber durch deutlichere Prismenbildung. Zunächst haben wir also mit vielen einander parallelen Blättern zu thun, die flächenförmig unter einander abgelagert sind. Die einzelnen sind mehr oder weniger wellig. Der Kalk ist nicht deutlich krystallin. Nur gelegentlich scheinen am Rande Aragonitkrystalle von sechsseitigem Umriss vorzukommen. Wenigstens will v. Nathusius derartige von Rose gesehene Regelmässigkeiten auf Ausnahmen beschränkt wissen. Feine senkrechte Linien, welche eine Art Prismen abscheiden, sind nach Tullberg auf Poren zurückzuführen, in der trocknen Schale mit Luft gefüllt. v. Nathusius erklärt sie nicht für Poren, sondern für Spalten, welche die Perlmutter in eine Art grober Prismen zerfällen, daher auf Flächenschliffen eine netzartige Zeichnung hervortritt, die mitunter nach alter Weise, v. Hessling-Keferstein, durch die wellige Form der Schichten, von den Krystallbildungen zu erklären wäre. Nach Moynier de Villepoix haben wir's wieder mit vielen, durch nicht deutlich krystallisirten („amorphen") Kalk getrennten Conchinschichten zu thun.

Es versteht sich von selbst, dass die Perlmutterschicht, so gut wie die innere vierte Lage von *Buccinum* nicht vom Mantelrande, sondern von der ganzen Mantelfläche, bezw. vom Epithel des Intestinalsacks, gebildet werden.

Zu diesen Schalentheilen kommt endlich noch eine locale, die vom Spindelmuskel erzeugt wird. Man kann sie wegen ihrer Zartheit nach Tullberg nur bei alten Schalen (von *Buccinum* und *Pterocerus*) wahrnehmen, wo der Muskel eine Zeit lang constant geblieben ist. Auf Schliffen gelingt es nicht, sie von den übrigen Schichten zu trennen. Unten lassen sich in der Fläche Zuwachsstreifen erkennen, oben greift die innere Schalenschicht über die zweite Lage hinweg.

Es ist wohl klar, dass man diese locale, unbedeutende Schicht kaum mit Thiele (s. o.) als Hypostracum deuten kann. Wenn man den Aus-

Digitized by Google

druck festhalten will, dann kann bloss die Perlmutterschicht, soweit sie von der ganzen Mantelfläche abgeschieden wird, bezw. die innere vierte Schicht von *Buccinum* als Hypostracum gelten.

Von neueren Arbeiten erwähne ich noch Garnault's Beschreibung der Schale von *Cyclostoma elegans* (1394). Ein Schliff zeigt auch hier drei Schichten, indess mit Unterabtheilungen. Die äussere, aus mehreren Lagen bestehende Schicht ist pigmentirt; die zweite hat eine äussere, deutlich krystalline, aus schräg gekreuzten Fasern bestehende äussere und eine an organischem Gehalt viel reichere innere Lage, in der die krystalline Structur fast verdeckt ist; die dritte oder die Perlmutterschicht lässt sowohl horizontale wie verticale Streifung erkennen. Sie ist stärker in den oberen Umgängen und in jedem Umgange an der Aussenseite.

Während der Correctur erschien eine Arbeit von L. Boutan (Production artificielle des perles chez les Haliotis. Comptes r. acad. Paris CXXVII. 1898. p. 828—830), wonach es ihm gelang, Haliotis die Schale zu nehmen und sie doch am Leben zu erhalten. Es wurde eine neue dünne Schale abgesondert, die indes nicht fest haftete, sondern bei Contraction der Schnecke sich loslöste; dann wiederholte sich die Abscheidung. Boutan folgert daraus, dass zwischen Periostracum und Perlmutter kein wesentlicher Unterschied bestehe. Die ganze Mantelfläche erzeugt Periostracum, wenn sie der Einwirkung der Umgebung frei ausgesetzt ist; es wird in Perlmutter verwandelt da, wo eine aufgelagerte Schale jenen Einfluss abhält. Der Schluss erscheint nicht absolut bindend, eben weil jene umgebildeten Schalenhäutchen nicht am Muskel hafteten. Andererseits wird er unterstützt durch Perlenbildung. Runde Stückchen von Perlmutter, wofür wohl jeder andere Fremdkörper eintreten könnte, wurden mit Perlmutter überzogen und in ächte Perlen verwandelt, wenn man sie zwischen Schale und Mantel oder auch zwischen Schale und Muskelansatz brachte, sei es durch Einschieben vom Mantelrande aus, sei es durch Löcher, die in die Schale gebohrt wurden. Splitter dagegen, welche Boutan in das Mantelgewebe selbst brachte, blieben unverändert.

Chemische Zusammensetzung der Schale.

De la Bèche hatte gefunden (Keferstein S. 907), dass die Molluskenschalen ein etwas höheres specifisches Gewicht haben, als der cararische Marmor. Für Prosobranchien lauten die Angaben:

Paludina	2,82 %	*Haliotis tuberculata*	2,70 %
Janthina communis	2,66 %	*Strombus gigas*	2,77 %
Voluta musica	2,83 %	*Pyrula melongena*	2,84 %.
Cassis testiculus	2,83 %		

Am genauesten lässt sich das specifische Gewicht bestimmen an Schalen, welche auf dem Wege zur Versteinerung sind. Nach dem Tode schwindet das Conchin, der Kalk krystallisirt wirklich oder wird auf dem Wege der Pseudomorphosenbildung durch andere Mineralstoffe ver-

Digitized by Google

drängt (M. de Serres nach Keferstein). In den ersten Stadien dieser Vorgänge indess hat der Kalk noch seine ursprüngliche Structur, nur das Conchin fehlt. Entsprechend fand G. Rose an *Paludina achatina* aus Diluvialthon das specifische Gewicht = 2,968, also fast übereinstimmend mit dem des Aragonits (2,93—3,01).

Necker beobachtete, dass die Schalen den Kalkspath ritzen und oft beträchtlich härter sind. Nach Rose bestehen die Schalen der Gastropoden in der That aus Aragonit.

In dem neugebildeten Callus der Neritinenschalen (vergl. S. 214) ist durch Miers Calcit nachgewiesen, wahrscheinlich mit Aragonit untermischt (1289). Sollte damit das Verhalten des cretaceischen Subgenus *Otostoma* zusammenhängen, bei dem das Septum und der innere Theil der Lippe fast immer zerstört sind (Fischer, Manuel)?

Dass Conchin und Kalk innig durcheinander gewebt sind und das letztere in den äusseren Schichten reicher auftritt, ist oben angedeutet. Ueber das procentuale Verhältniss der Carbonate (auf kohlensauren Kalk berechnet) liegen folgende ältere Angaben vor:

Strombus gigas	99,19 %	(Potyka bei G. Rose)
—	98,97 %	(Oesten bei G. Rose)
Cypraea chinensis	95,16 %	(Schlossberger)
— *erosa*	94,21 %	—
Oliva	93,20 %	—
Cypraea moneta	92,85 %	—
Turbo neritoides	92,48 %	—
Voluta musica	92,01 %	—
Turritella fuscata	88,70 %	—

Wie das Conchin in den Aussenschichten vorwiegt, soll es auch in jüngeren Schalen einen grösseren Procentsatz ausmachen (v. Nathusius).

Bei *Cardiapoda* (XIX, 18, 19) besteht die rudimentäre Schale, wenn sie vorhanden ist, nur aus Conchin, Rattray beschreibt sie als hornig (1148).

Genaue chemische Analysen scheinen gerade von Prosobranchienschalen zu fehlen. Ausser dem Kalk kommen Magnesia und Alkalien vor, ausser der Kohlensäure Phosphor- und Kieselsäure. Phosphorsäure scheint an alle Basen gebunden zu sein, Magnesia an Kohlensäure. Magnesiumcarbonat ist nach Forchhammer bei *Cerithium antiquum* 0,48 %, bei *Cerithium telescopium* 0,12 % vorhanden. Ob, wie bei *Hyalaea*, Schwefelsäure und Chlor sich nachweisen lassen, ist mir nicht bekannt.

Das Conchin, in Säuren und Alkalien im Allgemeinen unlöslich, jedoch in heissen, concentrirten Mineralsäuren löslich, ist dem Chitin verwandt; seine Formel ist nach Halliburton (Lehrbuch der chemischen Physiologie) $C_{30}H_{18}N_9O_{11}$. Bei der Zersetzung liefert es Leucin, eine kleine und zweifelhafte Menge von Glycocoll, aber weder Tyrosin noch

Digitized by Google

Glycosamin. Nach Ambronn's Entdeckung lässt sich Cellulose darin nachweisen. Nach R. Schneider enthält es, namentlich bei Süsswasserformen, Eisen. Ambronn's Nachweis der Cellulose-Reaktion (206) beschränkt sich bisher nur auf ein dünnes Häutchen auf der dem Fuss aufliegenden Seite des Operculums von *Natica millepunctata*. Bei *N. josephina* wurde es bereits vermisst. Selbst in den Radulae dieser Arten fehlt es, während eine Helix-Radula die Reaction zeigte.

Man erhält das Conchin theils in Blättern, theils als Gerüstwerk, wenn man den Kalk durch verdünnte Säuren auszieht. Neuerdings macht Winter*) die Angabe, dass beim Auflösen der Schale von *Haliotis iris* sich die letztere stark blau oder grün färbt. Beim Filtriren bleibt der Farbstoff auf dem Filter zurück. „Er scheint von sehr fein zertheilter, blauer Chitinmasse herzurühren", was wohl bezweifelt werden kann. Das Conchin ist noch an alten, trocknen Schalen imbibitionsfähig mit Wasser, wie eine Versuchsreihe von v. Nathusius beweist. Das Schalenstück von einem jungen *Strombus* wog anfangs 10,0445 g

nach	2	Tagen	in	Wasser	10,059 g
„	3	„	„	„	10,073 „
„	4	„	„	„	10,0785 „
„	5	„	„	„	10,0875 „
„	6	„	„	„	10,0935 „
„	7	„	„	„	10,097 „

Um die Durchlässigkeit für Gase oder Flüssigkeiten zu prüfen, füllte Garnault (1394) die Schale von *Cyclostoma elegans* mit Eisensalz unter dem Drucke von einer Atmosphäre. Jedoch gelang es ihm nicht, an der Aussenseite durch Ferrocyankalium Blaufärbung zu erzeugen. Es war also kein Eisensalz durchgetreten.

Einige Structurverhältnisse an jungen Schalen.

Die Untersuchung des von der deutschen Planktonfahrt heimgebrachten atlantischen Gastropodenmateriales (1163) erlaubte mir eine Anzahl von Verhältnissen aufzudecken, die sowohl biologische als mechanische Beziehungen wo nicht aufklären, doch wenigstens beleuchten. In den wenigsten Fällen ist es möglich, die Jugendformen auf bestimmte Arten zu beziehen, wie denn derartige Formen, so weit sie bekannt waren, zumeist mit besonderen Gattungsnamen belegt wurden. Aber auch abgesehen davon gehört die Jugendschale meistens als Apex zum ausgewachsenen Gehäuse (XXI). Somit dürfte es angebracht sein, die Schalen dieser Formen hier anzureihen.

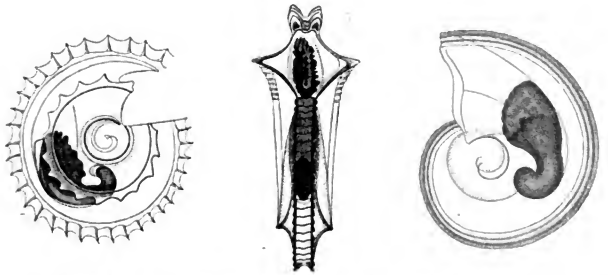
Unter den Larven nehmen die Lamellariiden (1163, T. XVI bis XVIII) eine gesonderte Stellung ein, da sie eine weite, hyaline, hinfällige Schwimmschale oder „Scaphoconcha" besitzen. Hierher

*) W. Winter, Ueber Chitin-Einlagerungen in Muschelschalen. Ber. d. Naturw. Ver. Regensburg V. 1896. p. 1—24.

Digitized by Google

gehören die früher als *Brownia* d'Orbigny, *Echinospira* Krohn (1557), *Jasonilla* Macdonald (1570), *Calcarella* Souleyet (1593) beschriebenen Formen u. a. Die verbreitetste *Echinospira* der Planktonexpedition gehört vermuthlich zu *Lamellaria perspicua;* ihr steht am nächsten eine Form von Neapel, dazu kommen zwei andere von den Kapverden, von von denen die eine wahrscheinlich sich auf eine von Krohn bei Messina erbeutete Larve beziehen lässt (1557 ff.). Allein die erstgenannte von *L. perspicua,* wurde auch im freien Ocean gefischt. Alle sind Warmwasserformen, wie die sämmtlichen pelagischen Gastropodenlarven schlechthin. Sie scheinen an den täglichen verticalen Veränderungen theil zu nehmen, oder zum mindesten tauchfähig zu sein, im Gegensatz zu allen übrigen. Die Scaphoconcha steht in genauem Verhältniss zur Schweb-

Fig. 59.



Echinospira. Links: eupelagische Form *(Lamellaria perspicua?)* In der Mitte: Von den Kapverden. Nur die medialen Stachelkränze sind richtig entwickelt. Rechts: Von den Kapverden. Ohne Stachelkränze, noch nicht völlig symmetrisch. Vergr. 40:1. (Nach Simroth.)

fähigkeit, sie ist bei der verbreitetsten Form völlig symmetrisch mit zwei lateralen und zwei medialen Stachelkränzen und starken seitlichen Mündungserweiterungen, welche den grössten Durchmesser an Ausdehnung erreichen. Ueberhaupt ist hier die Schale ungleich weiter als bei den hemipelagischen Formen. Von diesen hat die am weitesten verbreitete (Kapverden, Messina) wenigstens die medialen Stachelkränze ausgebildet und die lateralen angedeutet; die andere von den Kapverden ist noch nicht einmal völlig symmetrisch und ohne Stacheln. Die *Calcarella* von der Südsee hat zwar Stacheln, ist aber ganz unsymmetrisch conisch aufgewunden. So zeigt sich die Form der Schwimmschale in engster Beziehung zur Verbreitung. Gleichzeitig dient sie, weil unsichtbar, als Schutz für den kleinen gefärbten Weichkörper im Innern, gegen Schnauzen, die nach diesem schnappen. Die Scaphoconcha ist rein conchinös, mit schwacher Faserung. Sie wird nach Giard's (1552) Schilderung von der ursprünglichen Schalendrüse abgehoben durch einen wellenartig fort-

Digitized by Google

schreitenden Hautwall; wahrscheinlich kommt aber noch Diffusion, bezw. Wassereinfuhr durch die zarte Conchinmembran, welche sie mit dem Körper der Larve verbindet, hinzu, um sie genügend von diesem abzuheben. Ursprünglich war die Larve jedenfalls kegelförmig, nur bei der verbreiteten Larve wird die Symmetrie der Scaphoconcha dadurch erreicht, dass das Gewinde oberhalb des letzten Umganges einfach abgeworfen wird; das Seewasser tritt von vorn und hinten frei in die Schale ein. Der Weichkörper liegt excentrisch in der weiten Scaphoconcha, zugleich unsymmetrisch, anfangs fast rechtwinkelig zu ihrer Ebene. Der Gewinderest wird angedeutet durch einen dünnen gekrümmten Fortsatz am Hinterende, welcher der Larve das Aussehen einer Kaulquappe verleiht. Der Fortsatz wird allmählich resorbirt, wobei das Thier wächst, ohne dass die Schwimmschale während der pelagischen Wanderung weiter zunähme. Man könnte hier die Frage aufwerfen, ob die definitive Lamellarienschale ein Periostracum besitzt, da jedenfalls die Scaphoconcha das erste Periostracum darstellt. Vermuthlich wird ein neues gebildet.

Die übrigen Larven haben bloss eine Schale. Sie lassen sich folgendermaassen in eine Anzahl von Kategorien bringen:

a) Larven mit glatten Conchinschalen (nur dem Periostracum entsprechend), höchstens mit Längsreihen von Haaren. Hierher gehören:

1. *Macgillivrayia Forbes* oder die *Dolium*-Larve (1163, T. IV), im Atlantic weit verbreitet, eupelagisch; mit langen Borsten. Vergl. oben pg. 196, Fig. 36 links; pg. 224, Fig. 50 das Operculum, das nachher abgeworfen wird.

2. Larven mit gestreckter gekammerter Conchinschale, d. h. deren obere Windungen aus mehrfachen von einander getrennten Conchinlagen bestehen, bald glatt, bald dicht behaart, bald mit einzelnen Borsten, bald mit Längsleisten, das Operculum bald ohne, bald mit spiraligem Nucleus (1163, T. V—VII). Sie gehören zu den grössten im Plankton, so gut wie die vorigen. *Nassa? Triton?* Auf letzteren deuten bei einigen Kiefer und Zähne. Hierzu verwandte Formen von der Natalküste.

3. Eine grosse Larve mit ganz dünner häutiger Schale und einigen Längsreihen sehr langer, zart längsgestreifter Borsten (1163, T. III). *Ricinula?*

4. Eine Larve mit ähnlichen, aber gelenkigen Dornen, von der brasilianischen Seite des Atlantic (1163, T. XVIII).

5. Glatte, zarte Conchinschale mit einigen Ausschnitten am Mundsaum (1163, T. III).

b) *Sinusigera*, ein Sammelname für die pelagischen Larven vieler Gattungen (*Murex, Purpura, Bela, Triforis, Cypraea* etc.), gegründet auf die Ausschnitte des Mündungsrandes, welche nach der Fertigstellung des während der planktonischen Existenz constant bleibenden Larvengehäuses von den Velarfortsätzen als Segelpforten gebildet werden (1163, T. VIII—X). Sie erfordern eine gleichmässige Festigkeit der Schale (zum mindesten des Mündungsrandes), die nur durch völlige Durchdringung ihrer ver-

Digitized by Google

schiedenen Elemente (s. u.) erreicht wird, nicht bei einer Trennung derselben durch Uebereinanderlagerung. In dieser Gruppe wird die Umbildung der Schale am klarsten. Die Larvenschale oder Prosopoconcha ist am definitiven Gehäuse oder der Teleoconcha oft als Apex abgesetzt; sie selbst hat meist wieder einen besonderen Apex, die Embryonalschale oder Embryonoconcha. Gelegentlich lässt sich auch bei der Larvenschale ein Structurwechsel, also eine Zerlegung in verschiedene Perioden, nachweisen (*Cypraea* u. a.).

c) *Gemella* (1163, T. XI), Larvenschalen von naticoidem Habitus mit glattem Mundsaum, aber verschiedener Structur und verschiedenen Deckeln und mit verschiedener Radula (*Natica, Scalaria?*).

d) Ein kleines Schälchen mit der ersten Abscheidung von Arragonitkrystallen (Fig. 60).

e) Eine wohl auf *Mitra* zu beziehende Form (1163, T. X).

f) Heterostrophe Schalen (1163, T. VII, XII), wohl auf Eulimiden zu beziehen. Eine *Turbonilla*-artige Larve hatte eine kleine, wenig typische Radula aus mehreren Reihen pfriemenförmiger Zähne, sie scheint nachher gymnogloss zu werden.

g) Eine Reihe kugeliger oder länglicher Schälchen von zarter Structur mit Längsleisten, die aus früheren Tuberkeln hervorgehen (1163, T. XIII).

h) Pupoide Formen, *Scrobs* u. a. (1163, T. XII).

i) Viele bulimoide Formen (1163, T. X, XV, XIX, XX);

k) desgl. helicoide (1163, T. VII, XIV, XV, XIX);

l) desgl. trochoide (1163, T. XV, XIX).;

m) desgl. neritoide (1163, T. XIV, XV, XIX). Die Collectivnamen sind Verlegenheitsausdrücke, wegen der Unmöglichkeit, die Larven auf bestimmte Gattungen zu beziehen; das war in zahlreichen Fällen um so weniger thunlich, als durch Einwirkung conservirender Reagentien der Schalenkalk aufgelöst war und gewissermaassen nur Steinkerne vorlagen.

n) Heteropodenartige Formen (1163, T. VII, XIII, XIV, XIX), zum Theil vielleicht Heteropoden, eine mit gestieltem Operculum, dessen Stiel aus einem Kegel geknickter Fasern gebildet wird, andere alloiostroph (ähnlich *Carinaria* u. a.), d. h. so, dass der Schalenanfang gegen den späteren Theil abgesetzt ist, aber doch im Sinne gleicher Windungsrichtung.

o) Eine Larve aus dem Sargassomeer, welche, allerdings nur unsicher, am besten zu *Pleurotomaria* passt (1163, T. XII, Fig. 16, 17).

Schlanke Gehäuse, bei denen das Verhältniss zwischen Schalenweite und Schalenlänge 2 : 5 übersteigt, kommen nur an den Küsten, nicht planktonisch vor. Ausgeschlossen ist also die Anpassung, welche die nadelförmigen Gehäuse mancher Pteropoden zeigen und die mit den verticalen Wanderungen zusammenhängt. Diese fällt weg; die Thiere bleiben an der Oberfläche (wahrscheinlich mit der einzigen Ausnahme von *Echinospira*).

Digitized by Google

Die Embryonoconcha ist ein structurloses Conchinhäutchen. Bei der Larvenschale kommt, wohl in allen Fällen, irgend eine Structur dazu, in Form von Kalk, von Haar- und Leistenbildungen. Die einfachste und erste Complication ist das Haar, von den niedrigsten Höckerchen und Knötchen an gerechnet. Ursprünglich sind solche, als eine Folge stärkerer Secretion am Mantelrande, welche mit der Befreiung aus der Eischale und dem freien Leben im Meere zusammenhängt, regellos auf der Schale vertheilt (g, r). Alle weiteren Veränderungen vollziehen sich auf Grund mechanischer Forderungen. Die Höckerchen ordnen sich, indem die secernirenden Zellen des Mantelrandes bestimmten Abstand einhalten, zu Längsreihen oder Reifen. Uebernimmt jetzt je eine Zellgruppe gemeinsam die Secretion, so entstehen in den Reifenlinien stärkere, oft lange Haare oder Borsten (a, b, c, n); — in anderen Fällen nimmt die Secretion an bestimmten Stellen zu, ohne Verdickung der Membran; dann wird der Reifen zu einer feinen Wellenlinie, deren Berge die Grundlage abgeben für spätere Schalenzierrathe, Knoten, Buckel und dergleichen, die Verbindung der Berge zweier benachbarter Reifen führt zu einer auf letzteren senkrecht stehenden Rippenbildung; — an einer Stelle führt continuirlich gesteigerte Secretion zu einem kräftigen, dunklen Reifen, der Leitlinie, welche, nie gekräuselt, für die spätere Schalenform und Gliederung maassgebend wird. Möglicherweise entspricht sie dem Schlitz von *Haliotis, Fissurella* etc.

Fig. 60.

Conchinschälchen mit Kalktafeln, aus dem Indic. Vergr. 200 : 1. (Nach Simroth.)

Die erste Kalkabscheidung ist entweder eine diffuse Imprägnation des Conchins (kleinste *Sinusigera*), oder sie erfolgt in Arragonitblättchen, welche, wie die Haare, in Längsreihen oder Reifen geordnet sind (Fig. 60).

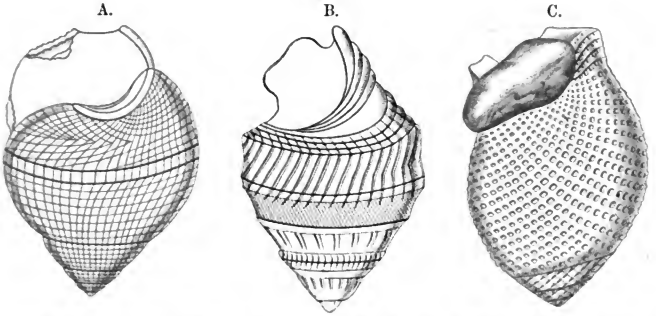
Bei weiterer Grössenzunahme wird eine stärkere Festigung nöthig: sie wird erreicht durch eine Gitterbildung in zwei aufeinander senkrechten Richtungen, und zwar da, wo die Leitlinie stand hält (Fig. 61 A.), als Reifen (Längsrippen) und Rippen oder Dauben (Querrippen), da, wo sie nachgiebt (Fig. 61 C.), unter Verschiebung bis zu einem Winkel von 45°.

Die erstere oder normale Gitterbildung wechselt je nach dem Materiale. Bei einer derben Conchinschale zerlegt sich entweder das Conchin selbst in Dauben, deren äussere Höcker oder Haare zu Reifen sich zusammenschliessen (b), oder einer gleichmässigen Grundlage wird ein starkes Conchingitter aufgelagert (*Triforis*). Aehnlich bei Kalkzusatz. Hier ordnet sich dieser bald in dichte, auf einander senkrechte Faserlagen, bald bildet er eine innere Reifenlage, die von Dauben umschlossen wird (c), oder er ordnet sich allein in Dauben, die aus gebrochenen Linien, bezw. einzelnen Kalkstäbchen oder -kryställchen bestehen; die Bruchstellen sind durch neue Kalkauflagerung oder durch Haare zu Reifen verstärkt u. dergl. Am dichtesten durchdringen sich Kalk und Conchin

Digitized by Google

in Fasergitterung bei grösseren *Sinusigera*. Nach der Spindel zu wird das Gitter mannigfach verschoben unter dem Einfluss stärkerer oder schwindender Leitlinien. Die auf einander senkrechten Liniensysteme werden nach der Mündung zu vielfach verschoben, besonders an der Spindel. Immer aber erhält man ein Gitter, ähnlich den Eisenconstructionen eines Architekten; das Material mag vertheilt sein, wie es wolle, die Reifen aussen, die Dauben innen oder umgekehrt, aus Kalkfibrillen und Conchinverdickungen, aus Krystallbildungen bestehend, stets wird das

Fig. 61.



Sinusigera. A. Links: Aus Kalk und Conchin. Mit anfangs einfacher, nachher doppelter Leitlinie. Mit Gitterung. Atlantic. Vergr. 60 : 1.
B. In der Mitte: Rein Conchinös. Mit Leitlinien und verschiedener Fibrillenbildung. Indic. Vergr. 180 : 1.
C. Rechts: Aus Kalk und wenig Conchin. Ohne Leitlinie. Atlantic. Vergr. 90 : 1. (Nach Simroth.)

Material von der Form beherrscht und nach gleichen Grundsätzen angeordnet, so dass die Herrschaft eines mechanischen Princips klar hervortritt.

Es mag darauf hingewiesen werden, dass unter Umständen die Complication ausserordentlich weit geht und der mechanischen Analyse zu spotten scheint. So zeigt bereits ein reines Conchinschälchen von 0,27 mm Länge (Fig. 61 B.) als Grundlage Leitlinien, verschiedene dazu schräggestellte, abwechselnd nach rechts und links geordnete, zum Theil wieder geknickte Fibrillensysteme, dazu an der Nahtlinie senkrecht, in Querrippenrichtung aufsteigende Strebepfeiler, mit entsprechender Abweichung der Fibrillen an der Spindel. Bei einer *Gemella* (1163, T. XI, Fig. 5) kommt zu dem System gekreuzter Reifen und Dauben noch ein zweites, aus viel weiter abstehenden Linien gebildetes System feiner Körnchenreihen, die sich unter viel flacherem Winkel kreuzen, u. dergl. m.

Besondere Festigung, Verdickung, Auswärtsbiegung, Ausschnitte des äusseren Mundrandes können als Zeichen eupelagischer Lebensweise

Digitized by Google

gelten, denn sie bringen das Schälchen für die lange Dauer der planktonischen Reise zu einem constanten Abschluss.

Die Verschiedenheiten der Opercula übergehe ich.

Als Schwebevorrichtungen der Schale dient die Erweiterung der Scaphoconcha bei *Echinospira*, der Mangel an Kalk, die Haare, die Erweiterung der Mündung und die Kammerung mancher Schalen (b) in den oberen Umgängen. Sie kommt zustande durch einen Mantelfortsatz, welcher bis auf die Gehäusespitze hinaufreicht und die Bildung der Aussenschichten besorgt. Hier und da findet er sich als Rest noch bei den erwachsenen (s. o. *Strombus, Oliva*).

Leider ist es bis jetzt kaum möglich, die einigermaassen durchsichtige Mechanik dieser Jugendschalen auf ausgebildete Gehäuse zu übertragen. Die Zusammensetzung aus Fibrillen dürfte die gemeinsame Grundlage sein, ebenso wie das Princip senkrechter Gurtungen und Kreuzungen. Es fehlt aber noch jede Verknüpfung zwischen der einfach flächenhaften Ausbreitung bei den Jugendschalen und der complicirten Plattenstellung der alten. Wahrscheinlich wird aber eine genauere Durcharbeitung der verschiedenen Schalentypen später zwar immer dasselbe mechanische Princip ergeben, aber einen grösseren Wechsel in der Anordnung des Materials, als er bis jetzt angenommen wurde.

9. Die Färbung der Schale.

Die obenstehenden Bemerkungen über das Schalenpigment erheischen wenigstens einige allgemeinere Bemerkungen.

Man kann wohl zweierlei Pigmente unterscheiden, localisirt körnige und diffuse. Die ersteren bedingen die Zeichnung, einiges davon ist oben angegeben (pg. 206 ff.); das diffuse Pigment findet sich vorwiegend bei pelagischen Formen, *Janthina* und eupelagischen Larven, doch fehlt es auch bei so alterthümlichen Formen, wie *Trochus*, nicht.

Zu den diffusen Pigmenten sind wohl die gleichmässigen Farben der Perlmutterschicht bei vielen höheren Prosobranchien zu rechnen, während die eigentliche Perlmutter der Rhipidoglossen ihren Farbenschiller lediglich Interferenzerscheinungen verdankt. Wirklich gefärbte Perlmutter ist vielleicht am bekanntesten von *Strombus gigas*, wo sie den farbigen Grund für Cameen abgiebt, sie kommt aber ebenso bei *Purpura, Cassis* u. a. vor. Das Pigment, welches die Zeichnung hervorbringt, beschränkt sich auf die äussere Schicht des Ostracums, die mittlere Porzellanschicht bleibt stets farblos, bezw. weiss. Wie stark die Zeichnung wechseln kann, braucht nicht erst gesagt zu werden, man denke nur an die Cypraeen etwa oder die so zierliche als wechselnde Gitterzeichnung der Neritinen. Die Farben, die vorherrschen, dürften vorwiegend auf der linken Seite des Spectrums liegen, sowie auf der äussersten rechten, im Violett; Grün ist ziemlich selten, Blau und Indigo scheinen beinahe zu fehlen, wenigstens als Pigmente; das irisirende Blau in der inneren Schicht der Patellen ist Folge von Interferenz. Zu diesen Spectralfarben kommt noch vor-

Digitized by Google

wiegend Braun, nicht zu verwechseln mit der Farbe des Conchins und tiefes Schwarz.

Im Allgemeinen dürfen die Pigmente der Prosobranchien lediglich als Abfallproducte des Organismus betrachtet werden, die nur ausnahmsweise secundär zu Anpassungen als Schutzfärbung verwendet werden. Häufig genug verbirgt sich Farbe und Zeichnung unter einem dicken Periostracum, wie z. B. die unscheinbaren Melanien nach einer Mittheilung Böttger's nach Wegnahme des Periostracums lebhaft bunt erscheinen.

Näheres s. u. unter „Biologie" und „Geographische Verbreitung".

II. Das Integument.

Schale und Operculum hätten hierher gestellt werden können. Indess schon die gewöhnliche Vorstellung, die mit den Namen der meisten Schnecken einfach die Form ihrer Gehäuse verbindet, liess mich diese Harttheile unbedenklich unter den vorigen Abschnitt bringen.

Die Eintheilung der Bestandtheile des Hautmuskelschlauches in ektodermale und mesodermale Elemente, in Epithel auf der einen, Muskulatur und Bindegewebe auf der anderen Seite ist nicht ganz leicht durchzuführen, wegen der Unsicherheit, welche Drüsenzellen dem Mesoderm entstammen. Aus praktischen Gründen wird man jedoch daran festzuhalten haben.

Die Gliederung ist eine weit reichere als bei Amphineuren und Scaphopoden. Die Anpassung der Heteropoden an die eupelagische Lebensweise bedingt allein schon eine wesentliche Umformung. Dazu kommt der grosse Reichthum an Drüsen, ferner die epithelialen Einstülpungen zum Zwecke der Fussschwellung, mit denen uns Schiemenz bekannt gemacht hat, von den schalen- und deckelbildenden Epithelien ganz abgesehen. Die Kiemen verspare ich wieder auf die Kreislauforgane, Stomato- und Proctodäum auf die Verdauungswerkzeuge. Die Sinnesorgane erheischen ein besonderes Kapitel.

a. Das einfache Epithel.

Die Grundlage ist hier, wie bei allen Mollusken, das einschichtige Epithel. Meist ist es cylindrisch, von verschiedener Höhe; unter der Schale, deren innerste Schichten es absondert, flacht sich's zum Plattenepithel ab. Zwischen den gewöhnlichen Zellen stehen in verschiedener Dichte schleimabsondernde Becherzellen.

Basalmembran.

Die Cylinderzellen haben proximal Ausschnitte, Verjüngungen etc., um anderen herantretenden Elementen Raum zu gewähren. Nach Bernard (1346) dient eine proximale faserförmige Verlängerung, auch wohl mehrere, die getheilt sein können, zur Befestigung. Ebenso urtheilen viele andere

Digitized by Google

Autoren seit Boll (212). Schiemenz (183) hat eine andere Auffassung. Nach ihm wären diese Füsse Fetzen in Folge von Zerreissung; es sollen proximale Theile an der Basalmembran (oder Basilarmembran) hängen geblieben sein. Basalmembranen werden vielfach erwähnt, ob aber glatt oder structurlos, oder faserig rauh, wird nicht bestimmt und klar. Nach Schiemenz handelt sich's um ein structurloses Häutchen, an dem aussen die Epithelzellen, innen die Muskeln befestigt sind. Das Häutchen dringt ein wenig, etwa bis zur halben Höhe, zwischen die Zellen ein und umfasst sie von der Basis her. So kommt es, dass Injectionen unter Umständen von unten her zwischen die Zellen vordringen, ohne jedoch die freie Oberfläche erreichen zu können; es werden Intercellulargänge zwischen den Epithelzellen vorgetäuscht. Die Befestigung an der Basalmembran soll die Form der Zellen bedingen, da wo sich das Epithel bei Körpercontractionen in Falten legt. Die Zellen werden dann keilförmig an der Seitenwand der Falte schräg nach oben gerichtet. — Ich komme auf die Basalmembran beim Bindegewebe wieder zurück (s. u.).

Wimperung. Becherzellen.

Im Allgemeinen wimpert das Cylinderepithel, ausser über dem Auge, wie es z. B. Claparède für *Neritina*, Leydig für *Paludina* angiebt (1375, 1434). Doch war schon Keferstein über die Vertheilung der Wimpern sich nicht klar, und eine genauere Durcharbeitung dieses Punktes ist mir seither nicht bekannt geworden. An der Decke der Athemhöhle sind z. B. einzelne Stellen mit langen Wimpern, im Zusammenhang mit dem *Osphradium*. Ob aber kurze daneben stehen, ist bei der modernen Methodik, die das conservirte Material bevorzugt, kaum durchweg beachtet. Nach Carrière wimpert die Sohle und deren Nachbarschaft nicht, aber der Rücken des Fusses, ähnlich bildet's Schiemenz bei *Natica* ab.

Bei den Docoglossen wimpert das Körperepithel nicht, ausser an der Kieme und an der seitlichen Drüsenfalte (s. o. pg. 147). Diese trägt nach Haller auf der Unterseite und auf dem freien Rande besonders lange Cilien.

Am constantesten wimpert jedenfalls die Kieme des Wasserwechsels wegen.

Die Cilien stehen auf einem gestreiften Cuticularsaum, über dem wiederum ein feiner Saum sich geltend macht, den Carrière nach seiner Tinctionsfähigkeit für Schleim hält.

In dem Sohlenepithel wechseln nach Carrière regelmässig Becherzellen und Flimmerzellen (Stützzellen) ab. Die Kerne der letzteren stehen meist in mittlerer Höhe, die der verschiedenen breiten Becherzellen, bald geschrumpft, bald rund, sind basal, bei *Triton* allerdings liegen sie zwischen dem ersten und zweiten Drittel. Das Epithel der Aussenseite der oberen Lippe am Vorderrande trägt denselben Charakter wie das der Fusssohle. Die obere und seitliche Fläche des Fusses hat

Digitized by Google

meist ein einfaches Cylinderepithel, ohne Cilien, und ohne Becherzellen; wo letztere vorkommen, sind sie doch weniger dicht und regelmässig gestellt. Vereinzelte Schleimzellen, durch körnigen Inhalt von den Becherzellen unterschieden, finden sich hier und da. Bei *Fissurella* stehn nach Boutan viele Becherzellen im Seitenepithel des Fusses, besonders vorn. Bisweilen zeigen die Kerne der Cylinderzellen eine Körnchenanordnung in der Längsrichtung. Nach Thiele (197, III) sind auch die Becherzellen erst innerhalb der Ordnung erworben oder gesteigert, so dass die Sohle der Taenioglossen viel mehr aufweist als die der niederen Formen.

Epithel der Heteropoden.

Ueber das Epithel der Heteropoden haben nach Leuckart (1433) und Gegenbaur (119), welchen Keferstein bereits folgen konnte, Boll (212), Edinger (1510) und namentlich Paneth (237) Angaben gemacht.

Im Allgemeinen herrscht ein nicht wimperndes Plattenepithel vor. Becherzellen, wie sie namentlich Edinger beschreibt, und Fetttropfen, welche Leuckart angab, hält Paneth für postmortale Fälschungen. Die Kerne sind oft gelappt, ohne Nucleolus; bisweilen liegen zwei in einer Zelle. Im Leben ist das Epithel völlig wasserhell, ausser an den Pigmentstellen, wo rothe Körnchen die Zelle dicht ausfüllen. Der Rand der Flosse wimpert, ebenso die Spitze des Rüssels und der Penis nach Leuckart, ausserdem Sinneswerkzeuge (s. u.). Die Flimmerzellen werden kubisch und cylindrisch. Wenn Boll die polygonalen flachen Zellen als Riffzellen beschrieb, so erklärt Paneth, dass man zwar bisweilen zwischen den Zellgrenzen einen Streifen körnig schaumiger Masse sieht, hält die Gebilde aber für Kunstprodukte. Die moderne Auffassung würde wohl dahin gehen, dass man's mit Schaumstructur im Sinne Bütschli's, bez. mit Plasmabrücken zwischen den Zellen zu thun hat. Ueber manche locale Umbildungen herrscht Unsicherheit, ob sie Sinneswerkzeuge sind (s. d.).

Pigmentepithel.

Farbige Epithelien sind sehr verbreitet, und es ist festgestellt, dass das Pigment nicht von mesodermalen Elementen aus eingewandert ist, wie bei den Vertebraten, sondern in den Epithelzellen selbst seinen Sitz hat. Gleichwohl fehlt es an einer Uebersicht, inwieweit die Färbung auf Unterhautchromatophoren beruht oder auf ächten Pigmentepithelien. Das Pigment findet sich sowohl in Flimmerzellen als in nicht wimpernden (212). Von der Fussspalte sind sie oben angegeben. Bei *Janthina* liegt ein dunkelschwarzes Pigment, das wohl im Leben blau schimmert, in den meisten Epithelzellen, an den freien Körperflächen und zwar in dicken Klumpen bald distal, bald proximal vom Kern, so dass streckenweise die benachbarten Zellen in gleicher Verfassung sind; vielleicht handelt sich's um Pigmentwanderung innerhalb der Zelle je nach der Beleuchtung. Die Pigmentirung fehlt an den Fühlern, sie ist am stärksten auf der nach

Digitized by Google

oben gekehrten Unterseite, also der Beleuchtung entsprechend. — Der Eingang zur Fussdrüse von *Vermetus* hat schwarzes Epithel (1413). — Jedenfalls kommen Pigmentepithelien noch viel weiter vor. Carrière beschreibt solche vom Fusse der *Mitrella scripta*. Die Pigmentkörnchen liegen nur in der distalen Hälfte der Zelle, die proximale enthält klares Protoplasma mit dem Kern. An weiteren Beispielen führe ich an *Cypraea*, Seitentheile des Fusses (1410, II), *Crepidula fornicata*, Augenträger (1410, III), *Patella coerulea*, neben dem Schalenmuskel (1411), *Concholepas* hat die Seitentheile des Fusses schwarzbraun pigmentirt mit farblosen Höckerchen dazwischen (1410, I). *Paludina* hat nach Leydig das Pigment nicht im Epithel, ähnlich *Cyclostoma* nach Garnault, wobei die Sohle ganz ungefärbt bleibt. Fussdrüsen (und Hypobranchialdrüse) gehören nicht hierher, da erst das abgeschiedene Secret die Färbung annimmt.

Besondere Beziehungen hat das Pigment zu den Sinnesepithelien, ohne dass bisher ein physiologisches Verständniss möglich wäre. Dass die Fühler von *Janthina* blass sind, wurde eben erwähnt, ebenso steht es mit den Seitentastern von *Fissurella*, während dieselben bei *Trochus* gefärbt sind; die Zellenfühler von *Haliotis tuberculata* sind am Kopf und Epipodium schmutzig braun. Besondere Pigmentirung findet sich an der sensitiven Region der verschiedenen Osphradien, und es ist wohl kein Zufall, dass auch der Fühler und Kopf von *Cyclostoma* mit derselben Funktion pigmentirt ist, bei sonst farblosem Epithel.

Bei den Theilen, die zur Schalenbildung in Beziehung stehen, ist eine gewisse functionelle Vielseitigkeit zu bemerken, welche die Grenze gegen die Drüsen hin verwischt. Der Schalenmuskel befestigt sich nach Thiele an einem Haftepithel, dessen Zellen nach der proximalen Seite in sehnige Prismen sich umwandeln, wobei der plasmatische Theil mit dem Kern auf Schnitten als flaches Plattenepithel erscheint; ähnlich beschreibt's Gibson für *Patella;* andererseits wird man nicht zweifeln dürfen, dass dieselben Zellen auf der distalen Seite jenen dünnen Belag abscheiden, den Tullberg an dieser Stelle nachwies (s. o.).

Cuticula.

Wenn im Allgemeinen feine Cuticularsäume gelegentlich erwähnt werden, so fehlt es doch an einer vergleichenden Durcharbeitung, selbst an der Möglichkeit, die einzelnen Angaben in einigermaassen exakter Weise auf einander zu beziehen. Der Mantelrand von *Lottia* hat keine Cuticula (1411). Ueber dem Drüsenstreifen von *Nacella* ist sie von mässiger Stärke, und was derlei Angaben mehr sind. Die Anpassungen an's Landleben scheint einen kräftigeren Schutz unter Umständen zu bedürfen, die Sohle von *Cyclostoma* hat eine kräftige Cuticula (191), eine besonders dicke die Rüsselscheibe (1394). Wenn im Allgemeinen eine ächte Cuticula und Flimmerepithel sich ausschliessen dürften, so fand doch Boll an den Fühlern einer *Calyptraea* Cilien auf einer besonders dicken Cuticula (212).

Digitized by Google

b. Drüsenepithelien. Aechte Drüsen.

Soweit das Körperrelief durch Drüsenanhäufungen verändert wird, sind die einschlägigen Angaben oben bereits berücksichtigt. Eine scharfe Grenze zwischen drüsigem Flächenepithel, Einsenkungen und wulstigen Hervorwölbungen fehlt häufig. Ja es scheint, als wenn eingestreute Drüsenzellen als Becherzellen keimen, Theile der freien Haut gänzlich fehlten, ausser bei Heteropoden.

Ueberall, wo das Ektoderm drüsig umgewandelt ist, hat man nach Thiele (197, III) Drüsen- und schlanke Stützzellen zu unterscheiden. Der Unterschied wird weniger deutlich, wenn die Drüsenzellen sich unter das Epithel einsinken und mit ihren Hülsen einzeln oder gruppenweise zwischen den Epithelzellen durchbrechen. „Die Drüsen der Haut zerfallen nach demselben Autor in zwei Gruppen, in viscöse und in mucöse. Den letzteren dürfte in der Regel die Aufgabe zufallen, durch ihr schlüpfriges Secret das Epithel vor Beschädigungen durch Reibung zu schützen, worauf ihre Lage meist ziemlich sicher hinweist; sie bilden daher in gewisser Hinsicht ein Aequivalent für Cuticularbildungen, durch welche sonst meist Reibung unschädlich gemacht wird. Die Function der viscösen Drüsen ist nicht so leicht und einfach festzustellen." Bisweilen mögen sie Giftdrüsen sein. Sie mögen auch bei der Schalenbildung betheiligt sein. Die viscöse Sohlendrüse erzeugt einen zähen, wahrscheinlich klebrigen Schleim, der allmählich selbst zu einer festen Masse erstarren kann. Die Bedeutung der viscösen Hypobranchialdrüsen ist noch ganz unklar. Man kann mit Haller an Beziehungen zum Geschlechtsleben denken, man kann auf ihre Bedeutung als Farbdrüsen bei *Janthina* und den Purpurschnecken hinweisen.

Ob sich ein durchgreifender Unterschied zwischen viscösen und mucösen Drüsen aufrecht erhalten lässt, scheint mir zweifelhaft. Nicht selten begegnet man Angaben, dass die Tinctionen zu einer sicheren Trennung nicht ausreichen, dass das zufällige Stadium der Abscheidung und Entleerung Schwierigkeiten macht und dergleichen (s. u.). Vereinzelte Drüsenzellen sind von Anfang an weit verbreitet. Bei *Haliotis* (197, III) finden sich Drüsenzellen in den Papillen der Kopfhaut, ebenso auch in den Cirrhen, welche die Tentakel ersetzen, daher Thiele schliesst, dass diese sich aus solchen Papillen entwickelt haben dürften.

Am wenigsten scheint noch immer die Abscheidung der Schale gerade bei Prosobranchien klar gestellt zu sein.

1. Mantelepithel. Schalenbildung (XXII, 1, 2).

Soweit feststeht, dient die Ober- oder Aussenseite des Mantelrandes zur Erzeugung des Periostracums und Ostracums, während das übrige Epithel des Mantels und (bezw.) Eingeweidesacks das Hypostracum oder die unterste Schalenschicht, soweit sie immer gerechnet werden mag, ab-

Digitized by Google

scheidet. Nur ist die Grenze namentlich bei höheren Formen mit verkümmertem Deckel, die sich auf Reiz weit in die Schale zu retrahiren vermögen, bis jetzt kaum zu ziehen. Bei niederen Formen, Patellen und Rhipidoglossen, wie *Haliotis*, fällt diese Schwierigkeit weg; hier beginnt das glatte, niedrige Haftepithel, von dem das Hypostracum stammt, mit einer kleinen Falte, die eine deutliche Grenze giebt (197, III, Fig. 18 und 20). Nach aussen davon, also peripherisch, kräuselt sich an conservirtem Material der Mantelrand in Folge von Muskelzug. In der äussersten Peripherie macht sich eine kleine constante Falte bemerkbar, bei *Haliotis* mit erhöhtem Epithel. An dieser würde das Periostracum erzeugt werden, ohne dass die Bildung und die genaue Stelle völlig sicher wären. Nach Tullberg würden bei *Buccinum* vermuthlich einzellige Drüsen in Betracht kommen, die sich in Packeten tief eingesenkt haben und mit Bündeln dünner Hälse das Epithel durchbrechen. Die Oberseite des Mantelrandes zwischen dieser Stelle und der Hypostracumfalte wird von einem nicht wimpernden niedrigen Cylinderepithel eingenommen, das sowohl das Pigment wie den Kalk des Ostracums liefert. Die peripherische Hälfte ist das Pigmentepithel. Die andere, nach der Hypostracumfalte zu, liefert den Kalk. Gitterzeichnung der Schale dürfte durch intermittirende Pigmentabscheidung von Seiten der verschiedenen Stellen des Pigmentepithels zu Stande kommen, Bindenzeichnung durch continuirliche. (Eine ausführliche Arbeit über den noch nicht zur Genüge geklärten Gegenstand giebt Baldassini [1334].)

Bezüglich des Kalks, der zunächst als Kalkalbuminat abgesondert wird und sich dann in je eine Kalkfibrille und einen Conchinmantel sondert, herrscht wieder Unklarheit. Moynier de Villepoix hatte bei Pulmonaten hier eine vertiefte Linie gefunden, die aus Drüsensäckchen zusammengesetzt ist, aus denen das Schalensecret stammen soll. Die Rinne, die zuerst von Mer et Longe als „coin épithélial" und dann von Moynier de Villepoix als „bandelette palléale" bezeichnet wurde, soll bei ausgewachsenen Thieren wieder verstreichen. Diese bandelette palléale giebt der Autor nun auch für *Paludina* an (157), ohne indess in weiteres Detail einzutreten. Wenn man nun auch eine Vertiefung ausserhalb der von Tullberg beschriebenen inneren Falte, die man als Hypostracumfalte im Sinne Thiele's deuten könnte (200, Taf. XII, Fig. 5), gelten lasssen wollte, so scheinen damit keineswegs alle Schwierigkeiten gehoben. Denn wir haben gesehen, dass gerade bei *Buccinum* die verschiedenen Schichten des Ostracums von verschiedenen Theilen des Mantelrandes, in immer weiter vom Mantelrande entfernten parallelen Zonen erzeugt werden. Hier sind also noch verschiedene Widersprüche zu lösen.

Haller macht betr. der Docoglossen einige theils genauere, theils abweichende Angaben. Bei *Lottia viridula* finden sich auf dem Mantelrande, also an der der Schale zugekehrten Fläche, nicht nur Cilien, sondern das Wimperepithel hat Sinnesborsten und ist zugleich ein Sinnesepithel (1411). Bei den Cyclobranchen vertheilt sich das Epithel, das

Digitized by Google

wie gewöhnlich auf dem Mantelrande hinter der äussersten Peripherie liegt, auf eine äussere Zone ächter Farbdrüsen, die schwarze Körnchen absondern, und auf eine etwas weiter vom Rande abstehende und breitere Zone schwarzer Epithelzellen. Bei *Lottia* folgt auf diesen, hier allerdings nicht gefärbten Theil eine breite Zone besonders hohen Epithels, sie würde bis nahezu an die Hypostracumfalte reichen. Haller's Annahme, dass der Kalk von den Drüsen am äussersten Mantelrande geliefert wird, darf man nach den obigen Ausführungen kaum zustimmen. Er unterscheidet hier bei verschiedenen Docoglossen zwei Drüsenzonen, eine peripherische und eine dicht darauf folgende auf der oberen Mantelfläche, die er als obere und untere Mantelranddrüse unterscheidet. Die obere Mantelranddrüse besteht aus subepithelialen Anhäufungen rundlicher Drüsenzellen, die untere dagegen bald aus langgestreckten Zellen, bald, wie bei *Lottia,* aus einer grossen Menge langer Drüsenschläuche, die von einem niedrigen Epithel ausgekleidet sind. Die Oeffnungen liegen stets zusammen am äussersten Mantelumfange, für jede Drüse einzeln, doch in Gruppen beisammen, bei *Scutellina* in Vertiefungen unterhalb der Mantelrandtaster, bei *Lottia* auf vorspringenden Hügeln. Der Umstand, dass Haller in den Zellen die Kerne vermisste, macht die Schlauchdrüsen als complicirte Gebilde verdächtig. Thiele will auch bloss einzellige Drüsen gelten lassen.

Das meist flache Epithel, welches das Hypostracum bildet, ist nach Tullberg besonders nach der Spitze des Intestinalsacks zu charakteristisch. Die Zellen haben, wohl als Riff- oder Sternzellen, tief ausgezackte wellige Ränder, mit denen die Nachbarn in einander greifen (XXII, 1). Dazwischen finden sich vereinzelte grosse helle Zellen, welche von Moynier de Villepoix bei Lamellibranchien als runde Blasen bezeichnet werden.

Ueber das Wachsthum der Mantelfläche fehlen alle Untersuchungen, und doch hängen damit wichtige Fragen zusammen, vor allen Dingen die, ob dieselbe Zelle ihre Function wechselt und anfangs Ostracum, später Hypostracum erzeugt, oder ob die Function constant bleibt.

2. Die übrigen Drüsen des Mantels.

Haller's untere Mantelranddrüse der Docoglossen würde nach Thiele (197, III) gar nichts mit der Schalenbildung zu thun haben. Er beschreibt sie als Haufen einzelliger subepithelialer Drüsen, die am Rande münden (XXII, 2). Dazu kommen an der unteren freien Seite des Mantelrandes vereinzelte Drüsenzellen, die auch Haller angiebt (1411).

Hypobranchialdrüse (XXII, 4, 5).

Ueber die Drüsen des Manteldachs, die Hypobranchial-, Farbdrüsen und Verwandtes ist das Allgemeine oben angegeben (pg. 160 und 172). Eine Hypobranchialdrüse von *Emarginula* s. Fig. 14, *B*, die Trennung in die eigentliche viscöse Hypobranchialdrüse (*sh*) und einen

Digitized by Google

mucösen Abschnitt (*gm*) bei *Velutina* s. XII, Fig. 9. Bei der viscösen treten die distal gelegenen Kerne der Stützzellen gegenüber denen der Drüsenzellen scharf hervor.

Die genaueste histologische Analyse verdanken wir Bernard (1346). Bei den Docoglossen liegen im Epithel des Kiemenhöhlendachs nicht mehr einzelne Drüsenzellen als etwa in dem des Kopfes. Allmählich nehmen die Drüsenzellen zu, bis bei Taenioglossen und Rhachiglossen endlich localisirte Blätteranhäufungen entstehen. Es bleibt immer auch in den complicirtesten Fällen bei einem Flächenepithel, so dass die Drüsenzellen nicht unter die Basalmembran hinabreichen.

Bei *Purpura lapillus* lässt die Hypobranchial- oder Purpurdrüse drei verschiedene Zellen erkennen, a. Sinneszellen, b. Wimperzellen, c. Drüsenzellen. Ihre Höhe übertrifft die des benachbarten Epithels um das Drei- oder Vierfache. Die Sinneszellen sind versehen mit grossen, meist rundlichen Kernen und wenig Protoplasma darum, mit einer proximalen Fibrille, welche in das subepitheliale Nervennetz übergeht, und mit einem distalen fadenartigen Fortsatz, der schliesslich als Sinnesborste hervorragt; der eigentliche Zellkörper beschränkt sich also fast nur auf den Kern. Sie stehen zum Theil dichter, als in manchen Osphradien, so dass der Drüse sensorielle Natur nicht abgesprochen werden kann. In dem niedrigen Drüsenwulst von *Paludina* ist ihre Zahl viel geringer. Die Wimperzellen, in der Basalmembran wurzelnd, erheben sich als schlanke Filamente („Stützzellen" Thiele) zwischen den Drüsenzellen und verbreitern sich erst oben zu einem kernhaltigen Zellkörper, der die Wimpern trägt. Der Kern ist stark granulös. Nach energischer und andauernder Secretion haben sie Löcher zwischen sich für die Drüsenzellen, im entgegengesetzten Falle schliessen sich ihre plattenförmigen distalen Ausbreitungen (‚plateaux') eng und continuirlich aneinander. Die Drüsenzellen endlich sitzen mit kurzem Stiel in der Basalmembran. Sie sind grösser als die anderen Elemente. Ihre compacten, kugeligen Kerne liegen basal (selten wandständig), so dass die Kerne sich fast ausnahmslos in einer basalen Zone, der der Drüsen, und einer peripherischen Zone, der der Wimperzellen, anordnen. Um den Kern der Drüsenzellen findet sich *Protoplasma*, das sich reticulär ausbreitet. Es ist sichtbar, solange die Drüse leer oder das Secret hell und klar ist, es verschwindet, wenn das Secret dick und undurchsichtig wird. Die Drüsenzellen sind gerade gestreckt an den flächenhaften, ebenen Stellen der Drüse; sie krümmen sich stark zusammen da, wo sie blättrig und faltig wird. Distal verjüngen sie sich. Sie erreichen meist die Oberfläche nicht, solange das Secret hell ist; wird es reif, d. h. trübe, dann bricht die Zelle nach aussen durch, und man sieht oft einen Schleimpfropf frei hervorragen. Die entleerte Drüsenzelle bleibt in ihrer Lage, soweit der plasmatische Basaltheil in Frage kommt.

Digitized by Google

Der Secretionsvorgang.

Die genaueren Vorgänge der Secretion gelang Bernard an durchsichtigen oder durchscheinenden Kiemenblättern zu beobachten, in Uebereinstimmung mit einigen Angaben von Wegmann (1497). Die Drüsenzelle mit ihrem reticulären Protoplasma producirt als Paraplasma ein klares Secret mit trüben Körnchen. Dabei schwillt ihr distales Ende allmählich an, bis es durchbricht. Beim Durchbruch, der mit enger Oeffnung erfolgt, wird ein Stückchen der Zellwand wie eine kleine Klappe abgestossen. Meist geht es mit dem Schleim weg unter der Wirkung der benachbarten Wimpern. Der erste Schleimpfropf quillt heraus und wird von den Wimpern weggespült. Anfangs meist noch eingeschnürt, rundet er sich nach der Befreiung ab, indem er im Wasser aufquillt. Dem ersten Pfropf folgt bald ein zweiter, ein dritter u. s. f. Die Secretion der einzelnen Zelle dauert ununterbrochen mindestens eine halbe Stunde. Nachher sinkt die Zelle zusammen und erholt sich, vollkommen von den sich schliessenden Wimperzellen überdeckt. Eigenthümlich verhalten sich diese beim Durchbruch des ersten Schleimpfropfens. Zuerst werden sie gedehnt und kugelig vorgetrieben. Dann wird der vorgetriebene Theil einfach abgerissen und fortgespült, als ein kleines Zellfragment ohne Kern, mit zartem Protoplasma, auf der Aussenseite bewimpert. Anfangs hängt es noch mit einem Stielchen im Epithel, nach der Befreiung rundet sich's zur Kugel ab, die mit im Secret umherschwimmt. Andere Bestandtheile des Secretes werden endlich gebildet durch abgestossene, deformirte Epithel-(Stütz- und Drüsen-)zellen mit deformirtem und vacuolisirtem Protoplasma und meist abgetödteten, zerbröckelten Kernen. Sie rücken allmählich aus der freien Epithelfläche heraus und werden gleichfalls von den Cilien fortgespült.

Die wunderliche Eigenschaft der Farb- oder Purpurdrüsen, farbige Secrete zu liefern und zwar entweder solche, die gleich bei der Abscheidung gefärbt sind — *Janthina* — oder solche, die sich erst nach der Abscheidung am Lichte färben — Purpuriden, Muriciden u. a. —, gehört unter einen anderen Gesichtspunkt (s. u.). Ich habe geglaubt, die Ursache in der pelagischen Lebensweise sei es nur im Larvenzustande, sei es während des ganzen Lebens, zu finden. — Ebensowenig gehört die Anwendung des Secretes als Purpur hierher. — —

Nochmals möchte ich von den Drüsen des Mantels im Allgemeinen betonen, dass Einsenkungen der Drüsenzellen unter das Epithel nur am Mantelrande vorkommen, dass dagegen alle Drüsen des Manteldaches, vor allem die Hypobranchialdrüse in ihrer verschiedenen Differenzirung immer nur den Charakter reiner Drüsenepithelien behalten, bei denen die Drüsenzellen mit den Epithelzellen in gleichem Niveau bleiben. Wie die eigenthümlichen Nester von Drüsenzellen im Mantel von *Calyptraea*, die Thiele beschrieb und die oben erwähnt wurden (pg. 173), zu deuten, bleibt dahingestellt. Ich gebe eine Abbildung (XXII, 6).

Digitized by Google

3. Drüsen der Körperseiten.

Hier kommt besonders in Betracht die oben erwähnte, von **Thiele** und **Haller** als **Drüsenfalte** bezeichnete Leiste der cyclobranchen Docoglossen. **Haller** giebt eine genaue histologische Analyse dieser Hauttheile von *Nacella vitrea* (1411), der ich hier folge (XXII, 2). Unter der Falte findet sich eine Rinne, in der, dicht gedrängt, Massen von vermuthlich einzelligen Drüsen zwischen dem kubischen Epithel münden. Die Drüsen senken sich in das subcutane Gewebe und reichen zum Theil weit in den Fuss hinein. Der Besatz der Falte mit langen Cilien sorgt wohl für Förderung der Secrete in bestimmter Richtung.

Das Epithel oberhalb der Falte bis zum Mantel, aus niedrigen Cylinderzellen mit mittelstarker Cuticula gebildet, enthält nach **Haller** an Stelle von Becherzellen die verschiedenen Drüsenarten, die sich tief unter dasselbe einsenken, zwei sind einzellig, eine Art ist vielzellig. Sie gehen dicht durch einander (XXII, 3). Die **vielzelligen Drüsen** sind die kürzesten Schläuche, ein Lumen ist selten zu sehen, nur zwei Reihen von Kernen treten gut hervor. Dazu kommen längere einzellige Schläuche mit grobkörnigem Secret, es sind **Mucusdrüsen**. Die dritte Art endlich bildet die längsten Schläuche, **Haller** bezeichnet sie auch als **Glanzdrüsen**. Der Kern ist basal. Wandständig springen eine Menge Wülste vor, die der einen Seite greifen in die Thäler der Gegenseite ein, so dass der optische Schnitt ein eigenartiges Bild ergiebt. Die Vorsprünge sollen durch Secrettropfen bedingt werden, die frei werden wollen. **Haller's** Vorstellung, dass die Drüse zuerst ganz von Secret umgeben wird, ist schwer verständlich.

Cyclostoma hat in der Haut, so gut wie Mantelrand, Kalkdrüsen.

Bei *Crucibulum* sah **Haller** auf dem Fussrücken die schon (S. 213) erwähnten, mit Kalk gefüllten Canäle münden (1410, III, S. 529). Sie vereinigen sich zu mehreren. Der Autor hält sie für Kalkdrüsen des Mantels, die „sich hier über der dorsalen Fussfläche enorm entfaltet haben und in den Fuss eingedrungen sind". —

An der gleichen Stelle liegt die Einsenkung des Fussrückens bei *Haliotis* (S. 138). In die längliche Grube (1497) springen von beiden Seiten Papillen vor. Ausgekleidet ist sie von einem hohen Wimperepithel, während seitlich ein niedriges folgt ohne Wimpern. Man kann kaum aus **Wegmann's** Beschreibung ersehen, dass eine Drüse vorliegt. Denn der Schleimfaden, den das kriechende Thier an der Glaswand zurücklässt, kann ebenso gut von der Sohle stammen.

4. Drüsen der Sohle.

In der Sohle und an ihrem vorderen Rande finden sich theils flächenhaft entwickelte Drüsen, theils solche, deren Mündungen localisirt sind. Erstere kann man wohl die diffuse Drüse nennen. Die charakteristischen Zellen also ausser den Becherzellen liegen fast immer unter

Digitized by Google

dem Epithel und brechen mit dünnen Hülsen durch. Die Anordnung, wo die Drüsenzellen mit den Epithelien auf gleichem Niveau bleiben, findet sich nur ausnahmsweise bei speciellen Umbildungen. Ebenso kann in solchen Fällen das Epithel mehrschichtig werden.

α. Die diffuse Sohlendrüse.

Die Grundlage bildet ein gleichmässig drüsiges Flächenepithel, das mehr oder weniger die ganze Sohle überzieht und aus dem sich die verschiedenen localisirten Einstülpungen herausgebildet haben, die oben beschrieben und als Rand- und Sohlendrüse unterschieden werden (pg. 142). Bei „Drüsenepithel" ist hier allerdings nicht an Becherzellen und derlei zu denken, sondern an Zellen, deren Körper unter das Epithel einsinkt.

So haben die Docoglossen nach Haller (1411) eine diffuse Drüsenmasse, welche vorn die ganze Sohlenbreite überzieht, allmählich aber schmäler wird und in der zweiten Hälfte nur noch unansehnlich sich auf die mediane Partie beschränkt. Die Drüsenmasse liegt unter dem Epithel. Die Zellen sind flaschenförmig mit rundem Nucleus und deutlichem Nucleolus; ihre Hälse brechen einzeln zwischen dem indifferenten Epithel mit seinen Becherzellen durch.

Bei *Natica* sind die Zellen der diffusen Drüse nach Schiemenz' Abbildung (183) weniger gedrängt, doch reichen sie weiter nach innen und scheinen sich subcutan in der Weise zu häufen, dass die verschiedenen Territorien sich gegenseitig berühren und verschmelzen. Sie sind bei dieser Schnecke wohl besser entwickelt, weil specialisirte Drüsen fehlen oder zu anderem Gebrauch umgewandelt sind. Doch kommen solche Drüsen nach Carrière vielleicht allen Prosobranchien zu, am meisten denen, welche keine besondere Sohlendrüse besitzen. Ihr Verhalten gegen Farbstoffe kann, wie bei allen Sohlendrüsen, ziemlich wechseln. Doch nehme ich die entsprechenden Angaben der Autoren nicht alle mit auf, da einerseits von verschiedenen Untersuchern verschiedene Tinctionsmittel angewandt wurden, da andererseits bis jetzt keine Anhaltspunkte gegeben sind, zu beurtheilen, ob sich's um verschiedene Stadien derselben Drüsenart handelt oder um physiologisch abweichende Secrete und um welche. Die viscöse Drüse der Mitte wird nach Thiele am Rande von mucösen Zellen abgelöst. Nach Haller (1411) kommen bei *Patella* im ersten Viertel besondere Einzeldrüsen vor, die zu Packeten vereinigt an den Rändern der Fusssohle ausmünden; die Drüsenzellen sind gross, rothbraun pigmentirt und haben sehr lange Hälse. Bei *Cypraea* münden am seitlichen Fussrande (1410, II) zwischen Pigmentepithel sehr grosse Einzeldrüsen, birnförmig mit langem Ausführgang. Diese Dinge sind also verschieden von der eigentlichen Sohlendrüse. Deren Zellen können gleichmässig oder mehr nesterweise vertheilt, lang retortenförmig oder kurz und gedrungen sein. Bei *Murex erinaceus* sind sie gross, liegen nahe bei einander und bilden ein dichtes Polster unter dem Epithel. Der Kern zeigt einen oder zwei Nucleolen. Bei *Murex*

Digitized by Google

trunculus sind sie kleiner und liegen einzeln oder in Gruppen. Ein dichtes Polster besitzt *Triton corrugatus* und *Columbella rustica,* Gruppen finden sich bei *Triton cutaceus, Nassa* und besonders *Pisania maculosa.* Bei *Fusus rostratus, Cerithium rostratum* und *Litorina citoralis,* ohne Sohlendrüse, ist das Polster stark entwickelt, die Zellen zeigen gelbe Secretkörner. Die grössten derartigen Drüsenzellen, ebenfalls mit gelbem Secret, besitzt *Nassa incrassata,* in der Mitte stehen sie bis zu fünf übereinander, am Rande immer weniger, schliesslich nur eine. Aehnlich dürfte es bei *Bythinia* sein, nach Thiele (197, III), während Houssay (1413) hier eine mittlere Unterbrechung angegeben hatte. *Valvata* hat eine gut entwickelte diffuse Sohlendrüse (1343, II) ausser der Randdrüse.

β. Specialisirte Drüsen.

Ausser der vorderen Fussdrüse, welche Thiele nur bei einer jungen *Haliotis tuberculata* beobachtete (360) und die in ein von Drüsenzellen besetztes Blindsäckchen ausläuft (193, III), kommen hier besonders zwei Drüsen in Betracht, die vordere Randdrüse (Lippendrüse der Autoren) und die Sohlendrüse, deren Mündung früher als Wasserporus galt. Die erstere scheint am weitesten verbreitet zu sein, die letztere fehlt noch häufig und zwar sprungweise in den verschiedensten Familien. In einzelnen Fällen, bei abweichender Fussbildung, wie bei *Vermetus* und *Cyclostoma,* treten besonders weitgehende Umbildungen ein.

Die Randdrüse.

Nimmt man mit Thiele an (197, III), dass die vordere Fussdrüse der jungen *Haliotis* als ein altes Erbtheil zu betrachten sei, das allen übrigen Prosobranchien verloren gegangen ist, lässt sie also bei Seite, dann zeigt sich, dass bei derselben Schnecke als die erste Andeutung einer Randdrüse vordere Anhäufungen subepithelialer Zellen vorhanden sind, über deren Natur der Autor indess nicht völlig ins Klare kam. Unter den Trochiden ist die Drüse, die in den vorderen Querspalt des Fusses mündet, bereits gut entwickelt. Bei *Zizyphinus* liegen die Zellen in der Oberlippe. Der Zellkörper ist klein, oval, oft von grob schaumigem Aussehen, zum Theil ziemlich weit von der Oberfläche entfernt. Eine mittlere Einbuchtung fehlt noch. Die grösseren Zellen in der Unterlippe münden in die Fusssohle, gehören also zur diffusen Drüse.

Bei den Taenioglossen wird nun meist der Spalt tiefer, die Mitte vertieft sich zum Blindsack, der Spalt greift rechts und links weiter auf den Seitenrand der Sohle über. Die Drüsen gruppiren sich verschieden.

Der mittlere Blindsack fehlt bei *Valvata*, bei *Purpura lapillus*, er ist kaum angedeutet bei *Bythinia* (1413, 197, III). Aehnlich klein bleibt er bei *Litorina.* Die Drüsenzellen gruppiren sich in Nestern, Kerne und Kernkörperchen sind deutlich. Der Canal oder Blindsack bleibt oft kürzer als die seitlichen Ausschnitte, d. h. die seitlich übergreifenden Theile des Lippenspaltes; so bei *Pseudomarginella, Murex, Fasciolaria lignaria* u. a.,

Digitized by Google

doch wechselt seine Länge auch innerhalb der Gattung. Lang ist er bei *Chenopus, Pomatias* u. a. Die seitlichen Ausschnitte sind besonders vertieft bei *Chenopus* (Fig. 62), der linke reicht weiter nach hinten als der rechte (1413). Bei *Fasciolaria* ist die Oberlippe, die über die Unterlippe hervorragt, in der Mitte gespalten. Bei *Lacuna* biegt sich der Canal in der Mediane mit dem Hinterende nach unten um. Vergl. auch Fig. 63.

Von Verschiedenheiten der Drüsenzellen werden folgende angegeben: Frisch sehen die retortenförmigen blass aus mit grossen Kernen. Der Umstand, dass sie sich im Allgemeinen mit Fuchsin tief roth färben, deutet ihre mucöse Natur an. Doch hat die Reaction für die Muriciden keine Geltung (104). Bei *Conus* liegen grosse Zellen rings um den Canal. Bei *Nassa tuberculata* liegt vorn eine Masse Zellen, die sich durch Grösse vor den übrigen auszeichnen (1413). Auch Carrière fand bei ihnen eine andere Färbung (104); manche münden auf der Oberseite der Oberlippe; ähnlich bei *Fasciolaria*. Bei *Columbella rustica* lassen sich drei Sorten unterscheiden, die erste mündet auf der Oberlippe, die zweite im Lippenspalt, die dritte im Canal; bei *Columbella scripta,* die in allen Geweben sehr grosse Kerne hat, sind die oberen Zellen von den unteren verschieden. Bei *Murex trunculus* liegen vorn und unten bräunliche Drüsenzellen, wie solche um den Canal wenigstens auch vereinzelt vorkommen. Bei *Purpura lapillus* sind die Zellen der oberen Lippe von denen der unteren nicht nur verschieden, sondern auch durch Bindegewebe getrennt.

Fig. 62.

Querschnitt durch die vordere Fusshälfte von *Chenopus*. Mitte und Seitentheile der Randdrüse. (Nach Houssay.)

Bei *Nassa reticulata* sah Houssay Nerven zur Drüse gehen, so dass die Secretion unter dem Einfluss des Hirns steht. Carrière giebt allgemein einen grossen Reichthum von Ganglien und Nerven an.

Auch in den Epithelzellen, welche den Canal auskleiden, finden sich mancherlei Differenzen. Meist soll dem Canal Wimperepithel zukommen, dem Lippenspalte dagegen nicht.

Die Wimperzellen sind im Allgemeinen niedriger als auf der Sohle. Becherzellen gehören zu den Ausnahmen. Nur bei Arten, deren Haut stark pigmentirt ist, dringt das Pigment auch in den Canal ein, bei *Litorina* u. a.

Bei *Conus mediterraneus* hat der Canal oben eine Ausbuchtung, eine Rinne, die von dichten Quer- und Längsmuskelfasern überlagert ist. Das Epithel im Canal ist schwarz pigmentirt, das in der Rinne, welche nach oben niedriger wird und sich durch grössere Kerne auszeichnet, bleibt dagegen blass. Bei *Chenopus* sind die Epithelzellen im Canal hoch und schmal, bei *Purpura lapillus* niedrig cylindrisch, bei *Pomatias obscurum* kubisch (1413). Triton-Arten haben ein sehr hohes Epithel, *Fasciolaria*

Digitized by Google

ein niedriges Wimperepithel, bei *Pseudomarginella platypus* ist es schwarz (104) u. dergl. m.

Die Musculatur verhält sich nach Carrière folgendermaassen. Von den grösseren Muskelbündeln, die in den Fuss eintreten, läuft eins nach vorn und inserirt sich am Hinterende und an den Seitenwandungen des Canales. Andere Fasern ziehen von der Schale zur Rückenfläche oder von beiden zum Canal. So wird ein Netzwerk gebildet, in dessen Maschen nesterweise die Drüsenzellen liegen. Dass die Musculatur bei der Entleerung einen stärkeren Druck ausübt, wird durch Kerne im Secret bezeugt.

Aus alledem, namentlich aus der Verschiedenheit der Drüsenzellen, scheint hervorzugehen, dass die Function nicht nach einem Schema beurtheilt werden darf, trotzdem die gröberen morphologischen Differenzen nicht eben gross sind. Doch ist darüber wenig bekannt. Ob der Faden, an dem sich eine schwimmende *Defrancia purpurea* herablässt, von der Randdrüse oder von anderen Fusstheilen stammt, bleibt unentschieden. Der Schleimfaden, mit dem sich *Bythinia* an Fremdkörper anheftet, ist wahrscheinlich auf die erstere zurückzuführen, jedenfalls aber die beiden trocknenden Schleimbänder, mit denen sich *Pomatius* befestigt und die man deutlich unter dem Deckel hervorkommen sieht (1413, 1477).

Von Gattungen, deren Randdrüse bekannt ist, nenne ich noch *Valvata, Fusus, Pisania, Marginella, Pyrula, Trivia, Janthina* (1477, 104, 1411, 1477).

Die Sohlendrüse.

Die Mündung der Sohlendrüse, die wenige Millimeter hinter dem Vorderrande zu liegen pflegt und einen kurzen Längs- oder Querspalt darstellt, schliesst und öffnet sich in unregelmässigen Pausen, wie Houssay bei *Trivia europaea* beobachtete. Ausnahmsweise kommen mehrere vor, eine normale und accessorische dazu, wie deren Bergh von *Conus hebraeus* drei beschreibt, vorn die normalen, dahinter zwei viel kleinere mit einfach spaltförmiger Höhle von verschiedener Tiefe (Fig. 63 V.). Der Mündungsspalt ist am besten sichtbar bei Schnecken mit dunkel pigmentirter Sohle, da er zumeist von einem hellen Hof pigmentlosen Epithels umgeben ist (104). An Spiritusexemplaren tritt er sehr häufig wallartig oder konisch aus der Sohlenfläche heraus, niemals dagegen im Leben.

Was die Drüse selbst betrifft, so handelt sich's um verschiedengradige Einstülpungen der diffusen Sohlendrüse. Ja nach Houssay wäre der Sack bei *Nassa reticulata*, wo er weit hinten liegt, nur mit kubischem Epithel ausgekleidet, das unmittelbar an die Musculatur grenzt, also ganz und gar ohne Drüsenzellen. Nach demselben Autor würde auch *Trivia europaea* nur einen nach hinten gebogenen Spalt besitzen, der sich über eine wulstartige Verdickung, welche der Fuss unmittelbar hinter ihm aufweist, hinüberlegt und ihn von oben her abgrenzt. Vor und hinter

Digitized by Google

dem Wulste ist das Sohlenepithel mehrschichtig, zum mindesten zweischichtig, auf dem Wulste und im spaltförmigen Blindsack einschichtig, aber aus grösseren Zellen gebildet. Die Natur der Zellen, welche den Wulst erfüllen, wird nicht weiter erörtert. Auf den Sack der Muriciden, der sich in gewisser Weise ähnlich verhält, komme ich unten zurück, indem ich zunächst in der Schilderung mich Carrière anschliesse.

Carrière fand die einfachsten Stufen etwas anders. Nach ihm erscheint die Drüse im einfachsten Falle als eine mit einem Belag von Drüsenzellen versehene Einstülpung des Epithels, wie bei *Fusus syracusanus;* ja bei *Columbella rustica* konnte er trotz des deutlich sichtbaren Spaltes keine Sohlendrüse finden, die in ihrem Bau den übrigen entsprochen hätte. Dagegen ist der Spalt, dessen Wandungen und Boden leichte Längsfalten zeigen, mit Drüsenzellen besetzt. Es scheint also hier eine ganz oberflächliche, noch nicht tiefer in das Innere des Fusses eingesenkte Drüse vorzuliegen, welche von den Epitheldrüsen der Sohle noch nicht scharf differenzirt ist. In den anderen Fällen faltet sich die Wandung des Sackes in manchfacher Weise zum Zwecke der Oberflächenvergrösserung, wodurch immer höhere Complicationen entstehen (Fig. 63 II., V.). Houssay bezeichnet den Sack als „cavitè plissée". Nach einem ganz abweichenden Schema sind dagegen die Drüsen der Muriciden gebaut.

In allen Fällen ist die Drüse bilateral-symmetrisch gebaut. Bei starker Verästelung besitzt sie wohl am Vorder- und Hinterende je ein Paar kurzer zipfelförmiger Fortsätze, die im Querschnitt zu beiden Seiten des Randdrüsencanales hervortreten, wie bei *Nassa mutabilis.*

Was die Ausdehnung der Drüse nach den verschiedenen Dimensionen anlangt, so ist sie in einem Falle, bei *Fusus syracusanus*, eine gleichmässige (Fig. 63 I.). Der Umriss gleicht dem Boden einer Champagnerflasche, d. h. das Lumen oder der Secretbehälter hat die Form der Wände eines Trichters. In den meisten anderen Fällen überwiegen Breite und Tiefe bedeutend gegen die Höhe. Häufig erstreckt sich die Drüse im Fusse schräg nach oben und hinten, zuweilen nimmt sie eine fast horizontale Lage an, wie bei *Pisania maculosa*, oder eine mehr verticale, wie bei *Murex erinaceus* und *Edwardsi* (Fig. 63 III., S_2).

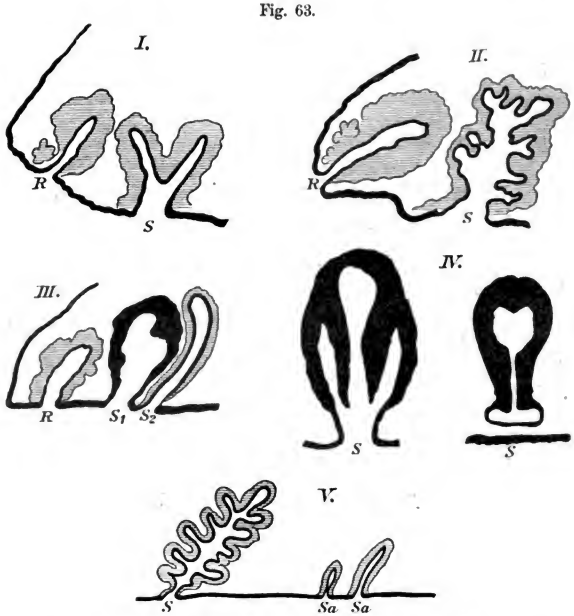
Während in der Mehrzahl der Fälle die Entwickelung der Drüsen immer nach aussen geht, so dass die Peripherie eine meist grosse Anzahl manchfacher, aber im Allgemeinen symmetrischer Vorsprünge zeigt, ist bei den Muriciden das Gegentheil der Fall. Hier geht die Faltenbildung bei einfachem Umriss nur nach innen zu vor sich, so dass die Drüse von aussen gesehen einer glatten, länglichen Blase gleicht und an der Aussenseite eine bilaterale Symmetrie nicht wahrzunehmen ist. Dagegen ist dieselbe im Innern der Drüse deutlich ausgeprägt (Fig. 63 IV.). Man sieht bei *Murex trunculus* in dem vorderen Theile der Drüse beiderseits eine hohe Falte und in dem mittleren und hinteren Abschnitt, ebenso auf beiden Seiten, einen Wulst in das Lumen der Blase vorspringen und

Digitized by Google

das Lumen verengern, und so ist auch hier die Drüse zweiseitig-symmetrisch entwickelt. Wie Carrière's Figuren zeigen, gehen die beiden Falten hinten in die beiden Wülste über, so dass die Tasche im Innern jederseits eine Nebentasche hat.

Auch in Bezug auf die histologische Structur sind zwei Kategorien zu unterscheiden, die eine umfasst das Gros, die andere die Muriciden.

Fig. 63.



Schematische Schnitte durch verschiedene Fussdrüsen.
R Randdrüse. *S* Sohlendrüse. *Sa* accessorische Sohlendrüsen. Die starken schwarzen Linien bedeuten das Epithel. Schraffirt sind die subepithelialen Drüsen. I. Medianer Längsschnitt durch das vordere Sohlenende von ***Fusus syracusanus***, II. von ***Nassa mutabilis***, III. von ***Murex Edwardsi***, V. von ***Conus hebraeus***, IV. Querschnitt durch die Sohlendrüse von ***Murex trunculus***, der linke weiter vorn. I.—IV. nach Carrière, V. nach Bergh.

In der ersteren handelt sich's um die gewöhnlichen Keulen- oder retortenförmigen einzelligen Drüsen, deren Hälse zwischen dem Epithel durchbrechen. Eine mehr oder weniger dichte und hohe Schicht von Drüsenzellen umgiebt den Secretbehälter, welcher mit cylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet ist. Dieses Epithel ist immer abweichend von dem der Fusssohle gebaut. Mit einer Ausnahme, *Pisania maculosa*,

Digitized by Google

ist es in allen anderen Fällen niedriger als dieses und besteht fast immer nur aus Flimmerzellen, welche unter Umständen so niedrig werden können, dass sie eher als kubische Zellen zu bezeichnen wären. Nur in wenigen Fällen finden sich vereinzelte Schleim- oder Becherzellen (*Fusus syracusanus*) und noch seltener regelmässig abwechselnd mit den Flimmerzellen Becherzellen, wie bei *Pisania maculosa;* die Becherzellen haben rundliche Kerne, die Flimmerzellen langgestreckte schmale. Dieses Epithel erreicht die doppelte Höhe von dem der Sohle und war das höchste, was Carrière bei Mollusken antraf.

Die Drüsenzellen selbst zeigen je nach den Familien, welchen die Thiere angehören, Verschiedenheiten in Bezug auf Grösse, Gestalt und gegenseitige Stellung, und man kann in der ersteren Hauptgruppe die Nassaceen den übrigen Gliedern der Gruppe als kleinere Abtheilung gegenüberstellen. In dieser Familie stehen die kolbenförmigen Zellen so dicht aneinander, dass man die Form der einzelnen Zellen nicht genau erkennen kann, und färben sich weder mit Carmin noch mit Fuchsin oder Cochenille-Tinctur intensiv roth.

Die andere viel allgemeinere Form der Drüsenzellen ist die deutlich kolben- oder keulenförmige. Dabei kann die Verschiedenheit der Drüsen nach den einzelnen Familien eine recht beträchtliche sein, je nachdem die Zellen grösser (z. B. *Fusus*) oder kleiner sind, einander näher (*Fusus, Fasciolaria*) oder entfernter stehen, dann vor allem nach ihrem Verhalten gegen Farbstoffe, nach der Grösse des Kernes und nach dem Gefüge des Zellinhaltes, welcher sich als ganz fein- bis sehr grobkörnig erweisen kann (104, Fig. 20—23, XXII, 11 a, b).

Die Drüse wird von zahlreichen Muskelfasern durchsetzt, unter denen erstens radiäre zu unterscheiden sind, welche von allen Seiten her senkrecht auf die Peripherie der Drüse zustreben, zweitens und drittens Muskelfasern, welche zwischen den Drüsenzellen und dem Epithel, dicht über dem letzteren, als Längs- und Quermuskeln verlaufen. Die radiären Muskeln vertheilen die Drüsenzellen in einzelne Gruppen oder Nester.

Ganz abweichend gestalten sich die Verhältnisse bei den Muriciden, welche sich bereits durch andere Reaction der Randdrüse auszeichneten. Hier findet sich, wie erwähnt, an Stelle der verästelten eine blasenförmige Drüse von völlig verschiedenem histologischen Bau. Es lassen sich hier nicht ein Epithel des Secretbehälters und darunter gelegene Drüsenzellen unterscheiden, sondern Epithel und Drüse sind eins, indem die Drüse aus langen, geschichteten Cylinder-Flimmerzellen besteht, so dass man füglich an der Drüsennatur des Sackes zweifeln möchte (XXII, 11 c).

Auch die Beziehung der Drüse zur Musculatur ist eine ganz andere. Während die übrigen Drüsen von Muskelfasern ganz durchsetzt und durchwoben, ja die einzelnen Zellen oft förmlich in die Musculatur eingebettet sind, ist der Zusammenhang der blasenförmigen Muriciden-Drüse mit der Musculatur ein viel lockerer. Die radiären Muskelfasern fehlen hier gänzlich, und die Drüse liegt lose in einem gleichgestalteten Hohlraume

Digitized by Google

zwischen den Muskeln des Fusses, nur durch vereinzelte Muskelfasern in ihrer Lage erhalten. Sie wird offenbar frei vom Blute umspült. — Die inneren Complicationen von *Murex trunculus* sind oben angegeben, vorn zwei senkrecht herabhängende Falten neben einander, dahinter jederseits ein aus der Seitenwand hervorspringender Wulst, beide Wülste berühren sich und lassen nur oben einen grösseren und unten einen kleineren Hohlraum frei. Das Relief der Wand steigert sich bei *M. erinaceus*, indem zwischen den beiden seitlichen Falten noch ein unpaarer kegelförmiger Fortsatz vom Grunde der Drüse hereinragt gegen die Mündung; er ist selbst wieder mit secundären Vorsprüngen bedeckt. Bei *Murex brandaris* ist die Drüse durch ein Diaphragma, welches in der Medianlinie eine kleine Oeffnung besitzt, in zwei über einander liegende Abtheilungen geschieden; die innere hat grosse Aehnlichkeit mit der Drüse von *M. trunculus*, sie ist nur etwas stärker gefaltet. Histologisch stimmt sie völlig mit ihr überein; die ihr zugekehrte Wand des Diaphragmas trägt ein niedriges Flimmerepithel. Die äussere Abtheilung, distal vom Diaphragma, zeigt dasselbe Epithel, doch liegt darunter eine flache Schicht kleiner Zellen, die den Eindruck von Drüsenzellen machen.

Bei manchen Muriciden nun (*Murex erinaceus* und *Edwardsi*) liegt unmittelbar hinter der eben beschriebenen Sohlendrüse noch eine zweite, welche breit und tief, aber sehr niedrig ist und deren Mündung nahezu so breit ist als die Drüse selbst (Fig. 63 III., S_2). Die Zellen dieser letzteren Drüse sind keulenförmig, ihr Lumen ist mit niedrig-cylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet, und sie ist von Radiär-, Längs- und Quermuskeln ebenso durchflochten, wie die verästelten Drüsen der ersten Gruppe.

Carrière spricht die Vermuthung aus, diese zweite Drüse möchte aus der unteren oder äusseren Abtheilung der eben beschriebenen Drüse von *Murex brandaris* hervorgegangen sein, indem sich das Diaphragma schräger gestellt hätte, von derselben Wurzel aus steil nach vorn und unten gerade nach der Mündung, diese und damit die ganze Drüse in zwei nicht mehr über einander, sondern hinter einander gelegene Abschnitte trennend. Ich möchte die Auffassung etwas verschieben. Die zweite Murexdrüse ist offenbar das Homologon der Sohlendrüse der übrigen und daher vermuthlich zuerst da gewesen; sie hat einen neuen verschiedenen Abschnitt dazu bekommen bei *Murex brandaris*, als eine secundäre Ausstülpung, deren Secret mit durch sie hindurch abfloss. Allmählich hat sich eine gesonderte Mündung gebildet oder die vorher innere Mündung nach der äusseren verschoben, die Drüse hat sich in zwei zerlegt; schliesslich ist die ursprüngliche hintere Drüse verschwunden, und nur die vordere, neue geblieben (*M. trunculus*). Die Auffassung erklärt den Hergang in umgekehrter phylogenetischer Reihenfolge; die Differenzen zwischen den beiden Drüsen werden dadurch nicht geringer.

Die Sohlendrüse ist bisher festgestellt bei Arten folgender Gattungen: *Trivia, Triton, Conus* (Bergh), *Defrancia, Marginella, Pisania, Fusus,*

Digitized by Google

Pseudomarginella, *Murex* (104), *Pyrula* (1413), *Valvata* (1477). Bei *Columbella* beginnt sie sich wohl zu entwickeln, bei *C. rustica* ist sie nach Carrière angedeutet (s. o.), bei *C. scripta* fand er keine, ebensowenig bei *Buccinum*, *Littorina*, *Euthria*, *Cerithium*, *Fusus rostratus*, *Trochus*, *Turbo*, *Natica*, *Nerita* (104). Auch bei *Nassa* liegen die Verhältnisse so wechselnd, dass *N. corniculum*, *pygmaea*, *mutabilis* (104), *reticulata* (1413) die Sohlendrüse haben, *Nassa incrassata* dagegen nicht (104). Dass bei *N. reticulata* eine einfache Epitheleinstülpung vorliegt, wurde oben erwähnt. Houssay vermisst die Drüse ferner bei *Chenopus*, *Purpura*, *Pomatias*, *Bythinia*. Auch von *Paludina* ist keine bekannt.

Das Floss von *Janthina* (und *Recluzia*).

Ueber die Bildung im Allgemeinen habe ich mich oben ausgesprochen. Von Autoren, die in unserem Jahrhundert über das Floss geschrieben haben, erwähne ich Coates (1206), Costa (1208), Chiaje (1202), A. Adams (1183). Die Arbeiten betreffen Beschreibung, Färbung und Anheftung der Eikapseln. Wir verdanken bekanntlich Lacaze-Duthiers die einschlägige Untersuchung am lebenden Thier (1314). Indem vorn stets neue Blasen angegliedert werden, rückt der Schwimmer immer weiter nach hinten. Das Hinterende wird wohl allmählich durch Wind und Wellen abgenutzt; doch kann sich's in verschiedener Länge erhalten. Bei *Janthina umbilicata* hängt es so fest mit der Sohle zusammen, dass es bei der Conservirung oft vollständig mit dem Fuss in die Schale zurückgezogen wird, ohne sich zu lösen. Der Schleim, aus dem die Blasen bestehen, ist nicht ganz gleichmässig, vielmehr zum Theil faserig gesondert. Durch gegenseitigen Druck werden die Blasen unregelmässig polyedrisch. Auf der Seite der Farbdrüse wird gelegentlich deren indigblaues Secrect mit auf den Blasen befestigt. Bei dem Zurückschieben nach hinten entstehen auf der der Sohle zugekehrten Fläche des Flosses zwei glatte Bahnen oder Bänder, an denen die Eikapseln befestigt werden. Uebrigens hat nicht jede Blase ihre eigenen Wandungen, wie Zellen, sondern die Zwischenwände sind den Nachbarn gemeinschaftlich; der Schleim wird sich, bei der Bildung noch weich, auf die alten Blasen legen und vollkommen, ohne Grenze damit verschmelzen.

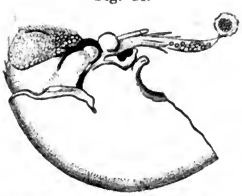
Die trichterförmig eingesunkene Sohlenfläche, welche das Floss liefert, kann als eine diffuse Sohlendrüse bezeichnet werden, in eigenartiger Differenzirung. Das Floss ist zweifellos zurückzuführen auf die allgemeine Schleimbedeckung der Sohle, welche ja beim Kriechen auch stets vorn sich verlängert. Die nähere Parallele liegt in der Anwendung eines solchen glatten Schleimbandes als Schwimmer, wenn das Thier in umgekehrter Lage an der Oberfläche des Wassers dahingleitet, wie es von vielen kleinen fluviatilen und marinen Prosobranchien bekannt geworden ist. Auch hier steigt die Stabilität mit der Verlängerung des Schwimmers über das Hinterende hinaus. Als neu ist bloss die Zu-

Digitized by Google

fügung von Luftblasen durch das vorgestreckte, ausgehöhlte und zurückgebogene Propodium zu betrachten.

Durch Lacaze-Duthiers wissen wir — ganz in Uebereinstimmung mit dem gewöhnlichen Schleimschwimmer —, dass ein Thier, das seines Flosses verlustig ginge, unter der Oberfläche kein neues Floss zu beginnen vermag. Es entsteht die schwierige Frage, wie die junge Schnecke, die vermuthlich an dem Floss der Alten haftet, das erste Floss baut. Antwort schien mir ein junges Exemplar von der Plankton-Expedition zu geben (Fig. 64). Hier war ein ganz kleiner kugeliger, mit einigen Gasbläschen versehener erster Schwimmer gebildet, der an einem ziemlich langen Stiel aus faserigem Schleim aus dem Trichter vorn heraushing. Hier hat offenbar das Propodium und der Trichter zuerst einige minimale Bläschen mit dem Schleim zusammengedreht, dann abgestossen und an einem feinen Schleimfaden gehalten. In welcher Weise freilich das grossblasige definitive Floss an den provisorischen Schwimmer oder dessen Stiel angefügt wird, bleibt noch aufzudecken.

Fig. 64.



Junge *Janthina* mit erster Flossbildung. Die Schleimkugel und ihr Stiel enthalten Luftblasen. Vergr. 90:1. (Nach Simroth.)

Homologieen der Fussdrüse.

Wie weit man die Fussdrüsen der Prosobranchien zu ähnlichen Gebilden anderer Mollusken in Beziehung setzen darf, scheint mir unklar. Auf den Vergleich mit der Byssusdrüse der Lamellibranchien kann ich natürlich erst später eingehen. Thiele möchte die Lippendrüse der vorderen ventralen mucösen Drüse von *Neomenia* homologisiren (197, III). Seinen Nachweis einer jugendlichen, später verloren gehenden vorderen Fussdrüse von *Haliotis* habe ich früher erwähnt. Danach hätten die ältesten Vorderkiemen eine vordere Drüse verloren, und auch Haller ist geneigt, für die Docoglossen eine solche Annahme zu machen, ähnlich wie Kowalewsky eine vordere Fussdrüse bei Chitonlarven nachwies, während die alten keine Spur mehr besitzen.

Auf der anderen Seite aber macht doch die allmähliche Herausbildung der Drüsen innerhalb der Prosobranchien, ihre stärkere Differenzirung bei den Taenioglossen durchaus den Eindruck, als hätten wir's mit selbständigen Erwerbungen innerhalb der Ordnung zu thun.

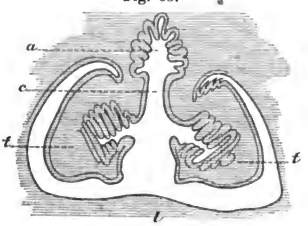
Vorläufig erscheint mir's ziemlich müssig, mit einem ziemlich complicirten System von Reductionen und Rückschlägen zu rechnen. Vielleicht bringt die Entwicklungsgeschichte künftig Aufschlüsse.

Digitized by Google

Die Fussdrüse von *Vermetus*.

Die einzige Drüse, die im reducirten Fusse der festsitzenden Wurmschnecke von Lacaze-Duthiers (1423) entdeckt und von Houssay (1413) genauer beschrieben wurde, ist wohl auf eine umgewandelte und in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellte Randdrüse zurückzuführen. Wir haben über dem Vorderende des *Fusus* eine Vertiefung von trapezoidischem Umriss; an der Decke springen die faltigretrahirten Fusstentakel (Fig. 65 *t*) mit halbmondförmigem Querschnitt vor, wobei sie ihre concaven Seiten mit schwarzem Epithel einander zukehren. Zwischen und über ihnen ist der gefaltete Eingang in die Drüse (*a*). Weiterhin geht er in einen geraden Hauptgang über vom Querschnitt eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Schenkel keulenförmige Papillen tragen. Dem Gange liegt, durch secundäre Canäle in ihn ausmündend, die grosse, compacte Drüsenmasse an, von rhombischem Umriss im Längsschnitt, im Querschnitt dreieckig und nach hinten allmählich oval und so verschwindend. Sowohl gegen die Leibeshöhle und die Pedalganglien, wie gegen die Fussmusculatur ist die Drüse durch eine Bindegewebsschicht abgeschlossen. Der anfangs dreieckige Hauptgang verliert nach hinten zu seine Papillen, sein Lumen wird unscheinbar spaltförmig. Die secundären Canäle laufen in fiederartiger Anordnung, von den Seiten der dreieckigen Drüsenmasse nach vorn und nach der Mitte zu, so dass man auf einem Querschnitt immer rechts und links die gleiche Anzahl trifft (XXII, 7). Sie münden zwischen den Papillen, ihr kubisches, wimperndes Epithel geht continuirlich in das der Papillen über, wobei die Wimperung aufhört und die Zellen auf der freien Keule sich zu Cylinderform verlängern. Das Innere der Papillen ist bindegewebig. Die Drüsenmasse besteht aus mucösen Zellen, von denen die peripherischen in stärkerer Thätigkeit begriffen sind und ihren Inhalt unter der Einwirkung von Methylgrün reiner blau färben als die centralen.

Fig. 65.



Querschnitt durch den vorderen Theil des Fusses von *Vermetes triqueter*. *a* Eingang zur Fussdrüse, *c* Verbindung derselben mit dem Hohlraum zwischen Kopf und Fuss. *l* Fuss. *t* Fusstentakel. (Nach Houssay.)

Lacaze-Duthiers sah von der Leibeshöhle eine Spalte hinter der Drüse eindringen. Die Versuche, Injectionsmasse auf diesem Wege bis in den Ausführgang der Drüse zu treiben, ergaben kein einwandfreies Resultat. Houssay bestätigt die Spalte sowie die Verzweigung dieses Blutraumes in den hinteren Theilen der Drüsenmasse zwischen den Zellen, wobei eine freie Oeffnung der Lymphspalte nach dem Ausführgange unklar blieb. Sie ist jedenfalls unwahrscheinlich.

Digitized by Google

Die Fussdrüsen des *Cyclostoma elegans* (XXII, 8, 9).

Der umfängliche Drüsenapparat von *Cyclostoma* mit dem tiefgespaltenen Fuss hat verschiedene Bearbeitungen und Deutungen gefunden von Claparède (1396), von mir (191), Houssay (1413) und schliesslich von Garnault (1394). Die Thatsachen, die sich allmählich ergeben haben, laufen auf Folgendes hinaus.

Es sind alle drei Entwicklungsstufen vorhanden, Reste der diffusen Drüse, die Sohlendrüse und die Randdrüse. Alle drei aber haben Verlagerungen und Umbildungen erfahren.

Die diffuse Sohlendrüse ist vertreten durch Schleimzellen, welche, besonders vorn, die Fussspalte in ihren oberen Theilen auskleiden und ein Schmiermittel bilden bei den Verschiebungen der Fusshälften gegen einander.

Die Sohlendrüse ist zu zwei Schläuchen umgewandelt, die zusammen in dieselbe Sohlenspalte oben einmünden am Ende des vorderen Drittels. Sie liegen, vielfach gewunden, zu einander symmetrisch in der Höhlung des Fusses, bezw. in der Leibeshöhle unter den Fussganglien. Ihre blinden Enden, deren Oeffnung in die Leibeshöhle (1413) mindestens sehr unwahrscheinlich ist, stossen von unten her an die Randdrüse und wurden früher fälschlich für Theile derselben gehalten (1396, 191).

Die Randdrüse endlich mündet vorn über der Fussspalte. Sie besteht aus einem Blindsack, dessen Ende sich nach oben zurückkrümmt und auf die distale Hälfte legt, so dass man zunächst glaubt, einen einheitlichen flachen oder ovalen Sack von nur der halben Länge vor sich zu haben.

In der Sohlendrüse glaubte Houssay ein lebhaftes Wimperspiel zu sehen, konnte aber nach dem Tode keine Cilien finden. Garnault leugnet die Cilien schlechtweg. Dagegen haben die Zellen des distalen Endes, das als Ausführgang dient, ein deutlich streifiges Plasma, der Kern liegt auffälligerweise distal. Weiterhin haben die Schläuche mancherlei Ausbuchtungen und sind mit einem flachen Drüsenepithel ausgekleidet.

Die Randdrüse (XXII, 8, 9) wird durch Muskelzüge seitlich befestigt, andere treten von oben her an die Hinterseite; sie dienen wohl bei der Entleerung. Zwischen dem umgeschlagenen proximalen Blindende und der distalen Hälfte, auf der jenes liegt, bleibt ein Spaltraum, ein Ausläufer der Leibeshöhle; pigmentirtes Bindegewebe dringt in ihn ein. Die Drüse zerfällt in zwei verschiedene Portionen, die durch den spaltförmigen Ausführgang getrennt werden, den inneren compacten Theil, der wieder durch die horizontale Blutspalte halbiert wird, und den äusseren, der jenen ganz und gar umfasst. Denkt man sich den Drüsensack gerade gestreckt, bezw. das Blindende wieder nach hinten geschlagen in die ursprüngliche Lage, dann würde der compacte Innentheil der oberen Wand, der äussere Theil der unteren Wand des Sackes entsprechen.

Digitized by Google

Beide Theile haben eine durchaus verschiedene Structur. Die äussere Portion besteht aus einem Flimmerepithel, das also den Ausführgang einseitig auskleidet, und einzelligen subepithelialen flaschenförmigen Drüsen, welche mit ihren Hälsen zwischen den Flimmerzellen durchbrechen; die innere Portion dagegen baut sich aus lauter übereinander geschichteten Drüsenzellen auf, von denen die nach dem Gange zu sich mehr in die Form eines Cylinderepithels drängen, ohne zu wimpern. Ueber den Weg, auf dem ihre Secrete in den Ausführgang gelangen, sind die Ansichten getheilt. Houssay meinte, dass vom Gange aus eine Menge Spalten in die Drüse eindrängen, die sich vielfach theilten und mit immer feineren Gabelästen zwischen die Zellen eindrängen. Das stellt Garnault umgekehrt dar. Die breiteren Spalten gehen nach ihm nicht vom Ausführgang aus, sondern von dem spaltförmigen Blutraum, der in die compacte Portion eindringt. Die feinsten Gabeläste sind also in umgekehrter Richtung nach dem Ausführgange zu gekehrt. Die gröberen erweitern sich hier und da ein wenig, und man kann Bindegewebe in ihrer Wand nachweisen. Wiewohl Versuche, eine Injectionsmasse von der Leibeshöhle her durch die Blutspalte in den Ausführgang der Randdrüse zu treiben, negativ ausfielen, glaubt Garnault doch, dass die feinsten Verästelungen des Blutraumes als Intercellularlücken bis zum Ausführgang reichen und dass sie Abfuhrwege für das Secret der compacten Portion darstellen. Natürlich bleibt es immer fraglich, ob nicht solche feine Intercellulargänge Kunstproducte sind, durch Härtung entstanden.

Die compacte innere Portion verhält sich Tinctionsmitteln gegenüber anders als die äussere, welche allein durch Methylgrün gefärbt wird, u. dergl. m. Trotzdem glaubt Garnault, dass der gesammte Drüsenapparat den Zweck hat, beim Kriechen die Reibung herabzusetzen, — fügen wir hinzu, die Reibung zwischen Sohle und Unterlage wie die zwischen den beiden Fusshälften. Verschiedenheiten in den verschiedenen Theilen der Randdrüse finden sich ja auch bei vielen anderen normalen Formen (s. o.).

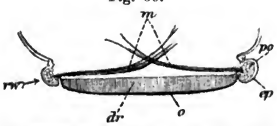
5. Die Bohrdrüse von *Natica*.

Die oben nach Lage und Umriss geschilderte kreisrunde Platte von *Natica*, die Troschel für eine Saugplatte nahm, mittels deren die Schnecke ihren Rüssel beim Bohren an seinem Opfer, d. h. einer Muschel, befestigen sollte (199), kann nach Schiemenz (1326) nicht als Saugnapf dienen, denn es fehlen dazu die entsprechenden circulären Muskeln, welche die Fläche des Napfes verkleinern, und die Retractoren, welche das Vacuum erzeugen. Vielmehr sind bloss Muskeln vorhanden, die, vom Rande der Scheibe entspringend, über derselben sich kreuzen, und damit eine Vorwölbung veranlassen (Fig. 66 *m*). Rings um die Scheibe läuft ein verdickter Epithelwulst, welcher das Organ vom Oesophagus abhält (*rw*). Die Scheibe selbst hat eine sehr dicke Cuticula (*o*), darunter

Digitized by Google

eine starke Drüsenschicht (*dr*), und diese ist ausserordentlich reich mit Gefässen ausgestattet. Die Scheibe ist oft in der Mitte ein wenig radiär vertieft, und diesen Vertiefungen entsprechen Erhöhungen eines in der Bildung begriffenen Bohrloches. Dass das Secret der Drüse sauer ist, wird durch Röthung blauen Lackmuspapieres bezeugt. Die Natur der Säure ist nicht festgestellt, doch deuten Kalkkrümel im entstehenden Bohrloch auf Schwefelsäure, welche den kohlensauren Kalk zerfrisst und gleich wieder als Sulfat niederschlägt.

Fig. 66.



Schematischer Schnitt durch die Bohrdrüse von *Natica josephina*. *dr* Drüse. *ep* Epithel. *m* Muskeln der Bohrdrüse. *o* Cuticula. *po* Polsterzellen. *rw* Ringwulst. (Nach Schiemenz.)

Sein Versprechen, weitere Mittheilungen über Bohrdrüsen zu geben, hat Schiemenz bisher leider nicht eingelöst. Auf das Biologische komme ich später.

c. Wasserporen, Wasserspalte, Wassergefässsystem (XXII, 10).

Auf die alte Streitfrage, ob die Mollusken Wasser durch die Haut aufnehmen, ob sie dasselbe mit dem Blute mischen, ob sie Wasser und Blut normaler Weise nach aussen abgeben, ob sie zur Aufnahme bestimmte grössere oder kleinere Oeffnungen besitzen, ob Intercellulargänge dafür genügen, ob gar die Zellen selbst durchbohrt sind, u. dergl., brauchen wir uns um so weniger einzulassen, als dabei die Prosobranchien am wenigsten die Streit- und Untersuchungsobjecte waren. Sie kommen bloss insofern in Betracht, als man früher die Mündung der Sohlendrüse vielfach für einen Wasserporus hielt; diese Auffassung ist mit Carrière's Untersuchung der Drüse hinfällig geworden. Man hat inzwischen gelernt, namentlich durch die Arbeit Fleischmann's an Lamellibranchien, die Oeconomie des Blutes, seine Ueberführung aus einem Körperraum in den anderen zum Zwecke locomotorischer Schwellung zu verstehen.

Andererseits ist diese Schwellung namentlich bei den im Sande grabenden Vorderkiemern so enorm, dass eine blosse Umfüllung des Blutes unmöglich zu ihrer Erklärung genügt. Hier setzt Schiemenz' Arbeit an *Natica josephina* ein (1326), in der man auch den ganzen Streit eingehend auseinandergesetzt findet, so gut wie bei Carrière (104). Ich erwähne von einschlägigen Arbeiten die von Milne-Edwards, v. Siebold (187), Lacaze-Duthiers (143), Griesbach (121, 122), Kollmann (137), Fleischmann (119).

Die Thatsache und die Quantität der Aufnahme stellte Schiemenz durch eine Reihe von Versuchen fest. Zuerst wurden 12 ausgestreckte Exemplare durch Reizung zur Abgabe der Flüssigkeit veranlasst; diese wurde gemessen. Meist erfolgte die Abgabe in drei Portionen, die erste war vermuthlich das von der Oberfläche abfliessende Wasser, die zweite war meist die grösste. Nachher wurde das Volum der Thiere bestimmt.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel X.

Habitusbilder. Heteropoda.

Digitized by Google

Fig.

1. *Pterotrachea mutica* Les.
2. *Firoloidea Lesueurii*, Eyd. et Soul. ♂ *a* After, *br* Kieme, *c* Herz, *i* Darm, *o* Mund, *p* Penis, *p'* Anhang desselben (Drüsenruthe), *ph* Pharynx, *s* Speicheldrüsen, *v* Magen, *z* Schwanzanhang.
3. *Pterosoma planum* Lesson, ♀ von oben.
4. Fuss von *Pterosoma planum* ♂ nach oben gerichtet, links ist vorn, rechts der Saugnapf, links vor dem Kielfusse der Penis.

Fig. 1 frei nach Brehm (Johanna Schmidt). Fig. 2 nach Bronn-Keferstein (Souleyet). Fig. 3, 4 nach Hedley.

Digitized by Google

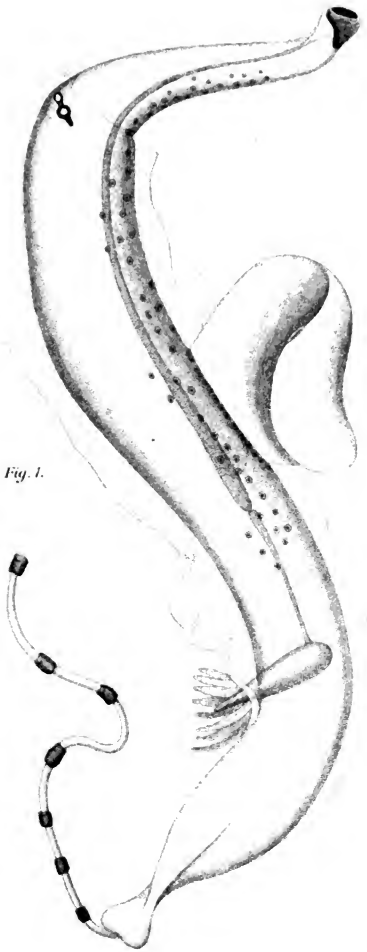


Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 4.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XI.

Habitusbilder. Stenoglossa.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XI.

Habitusbilder. Stenoglossa.

Digitized by Google

Fig.

1. *Murex brandaris* L. ♂
2. *Rhizochilus antipathum Steenstrup*, Young.
3. Derselbe erwachsen. Vergr. 3:1.
4. *Purpura bezoar* Blainville.
5. *Concholepas peruvianus* Lam., von unten. *p* Penis.
6. *Nassa semistriata* Brocchi.
7. *Nassa reticulata* L., von oben. Vergr. ca 5:2.
8. Dieselbe, von unten. Vergr. ca 5:2.
9. *Buccinanops laevissimus* Lam. *op* Operculum, *p* Penis, *s* Sipho.
10. *Buccinum undatum* L.
11. *Phos senticosus* L.
12. *Eburna areolata* Lam.
13. *Fasciolaria persica* Lam. ♂

Hierher gehört Tafel VII, Fig. 8.

Fig. 1—5, 9, nach Bronn-Keferstein (Steenstrup, Souleyet, Lesson, Quoy). Fig. 6 nach Fischer (M. de Folin). Fig. 7, 8 nach Meyer und Moebius. Fig. 10 frei nach Meyer und Moebius. Fig. 11—13 nach Tryon (Quoy, Adams und Reeve).

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XI.

Habitusbilder. Stenoglossa.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XII.

Habitusbilder. Stenoglossa.

Digitized by Google

Fig.

1. *Fusus syracusanus* Brug.
2. *Mitra episcopalis* Lam. Man sieht den kleinen Fuss, den sehr kleinen Kopf und den gewaltigen Rüssel.
3. *Voluta undulata* Lam. ♂ *p* Penis.
4. *Voluta musica* L. Ein Stück Schale vom letzten Umgang ist weggebrochen. *f* Fuss, *op* Deckel, *s* Sipho, *r* rechter, *l* linker Anhang des Sipho.
5. *Marginella quinqueplicata* Lam., von oben. *op* Deckellappen.
6. *Marginella diadochus* Ads. et Reeve.
7. *Harpa ventricosa* Lam.
8. *Oliva maura* Lam. *x* Fadenförmiger Mantelfortsatz in der Nahtrinne, *x'* vorderer Mantelfortsatz, unmittelbar hinter dem Sipho *s*.
9. *Ancillaria albisulcata* Sow. *s* Sipho.
10. *Conus bandanus* Lam., von unten. *for* Mündung der Fusssohlendrüse.
11. *Terebra maculata* Lam.
12. *Pleurotoma nodifera* Lam. ♂ *p* Penis.
13. *Cancellaria tuberculosa* Sowb.

Fig. 1, 2, 3, 5, 7—12 nach Bronn-Keferstein (Quoy, Souleyet). Fig. 4, 13 nach Tryon (nach A. Adams und Reeve, Kiener). Fig. 6 nach P. Fischer.

Digitized by Google

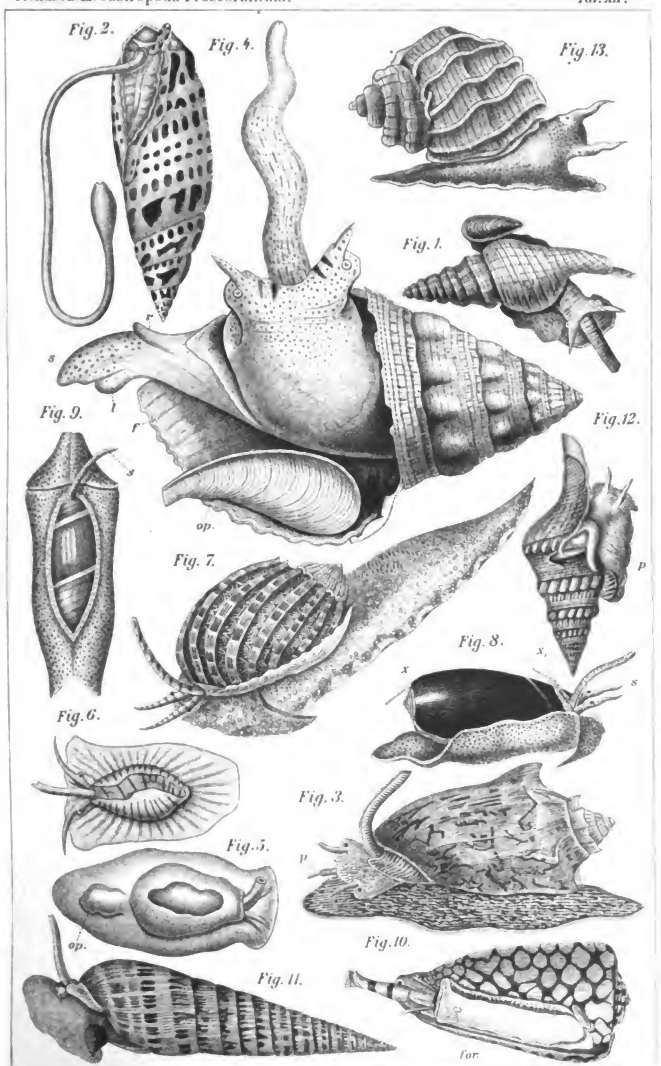


Fig. 2.
Fig. 4.
Fig. 13.
Fig. 1.
Fig. 9.
Fig. 12.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 6.
Fig. 3.
Fig. 5.
Fig. 10.
Fig. 11.
op.
for.

Erklärung von Tafel XIII.

Morphologie der Mantelorgane.

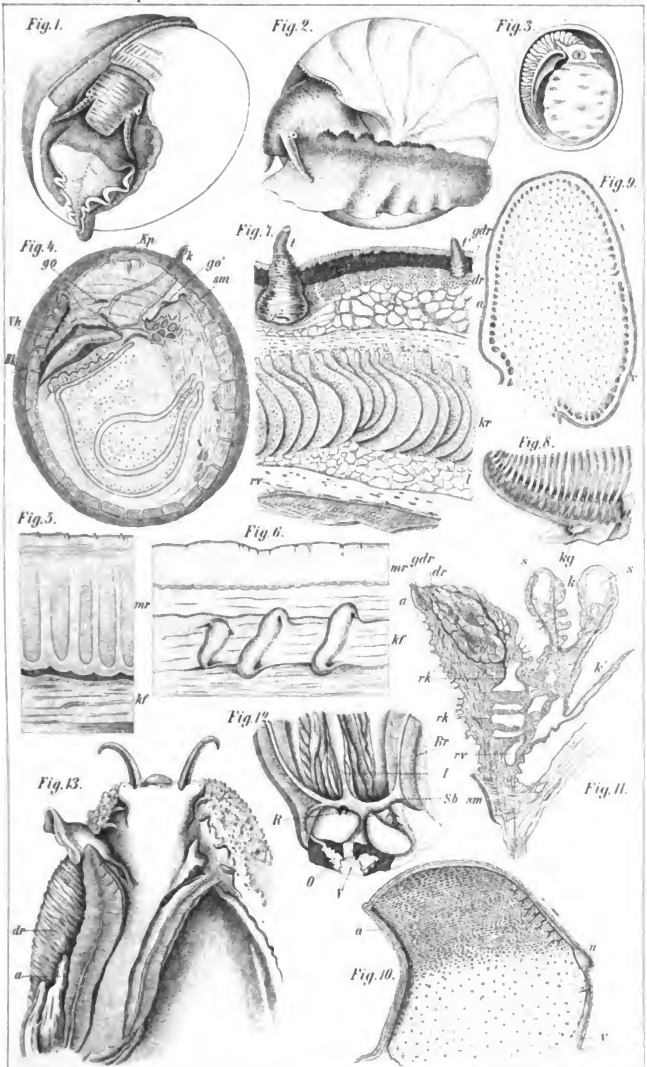
Digitized by Google

Fig.

1. *Pleurotomaria Adansoniana* C. und F., von unten.
2. Dieselbe, von links.
3. *Addisonia paradoxa* Dall., von unten.
4. *Scurria scurria* Lesson, nach Wegnahme der Schale, von oben. *go, go'* Osphradien, *K* Kieme, *Kp* Kopf, *Hk* Herzkammer, *sm* Schalenmuskel, *Vh* Vorkammer.
5. *Scutellina galathea* Lam. Mantelrand von unten. *mf* Mantelfalte, *mr* Manteldrüsenzone.
6. *Lottia viridula* Lam. Dasselbe.
7. *Nacella vitrea* Phil. Dasselbe. *dr* untere, *gdr* obere Mantelranddrüsenzone, *kr* Kranzkieme, *rv* Mantelrandvene, *t, t'* Tentakel.
8. *Cemoria noachina* L. Die linke Kieme, *kg* Kiemenganglion.
9. *Patella magellanica* Sow. Ein Kiemenblatt. *a* arterielle, *v* venöse Seite.
10. *Patella coerulea.* Dasselbe. *n* Kiemenblattnerv.
11. *Scurria scurria* Lesson. Querschnitt durch den Mantelrand. *a* Sinnesorgane, *dr, gdr* Mantelranddrüsen, *k* Kranzkieme, *k'* secundäre Kranzkieme, *rk* venöse Kiemenlacune, *rv* arterielle Kiemenlacune, *s* Sinus, *sm* Schalenmuskel.
12. Mantelhöhle von *Haliotis tuberculata,* hinterer Abschnitt. *Br* Kieme, *J* Enddarm, *O* Vorkammer des Herzens, *R* Niere, *Sb* Sinus an der Kiemenbasis, *V* Herzkammer.
13. Dieselbe, vorderer Abschnitt. *a* Afterkegel, *dr* Hypobranchialdrüse.

Fig. 1—3 nach Dall. Fig. 4—11 nach Haller. Fig. 12 nach Bernard. Fig. 13 nach Spengel.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XIV.

Morphologie der Mantelorgane.

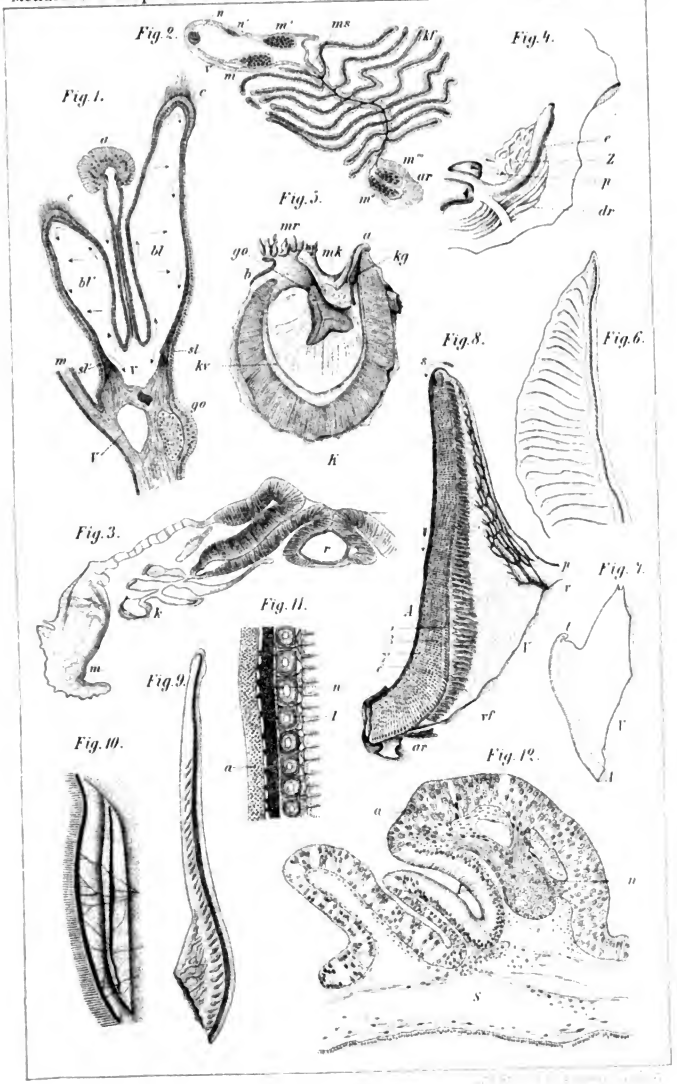
Digitized by Google

Fig.

1. *Cemoria noachina* L., Querschnitt durch die linke Kieme. *a* Arterie, *bl* Kiemenblättchen, *c* Cilienbesatz, *go* Osphradium, *m* Mantel.
2. *Scutellina galathea* Lam., Querschnitt durch die Kieme. *ar* Kiemenarterie, *m''*, *m'''* deren Längsmuskeln, *kf* Kiemenfäden, *v* Kiemenvene, *m*, *m'* deren Längsmuskeln, *n*, *n'* deren Nerven.
3. Querschnitt durch die rechte Kieme und Hypobranchialdrüse von *Emarginula elongata*. *k* Kieme, *m* Mantel, *r* Rectum.
4. Theil der Mantelhöhle von *Turbo rugosus*. *dr* Hypobranchialdrüse, *e* Enddarm, *p* Geschlechtsöffnung, *Z* rechte rudimentäre Kieme.
5. *Cypraea testudinaria* L. Decke der Kiemenhöhle, am Rande abgetragen und von unten gesehen. *go* Osphradium, *K* Kieme, *a* deren rechtes, *b* deren linkes Ende. *kg* Kiemenganglion, *kv* Kiemenvene, *mk* Muskel, *mr* Mantelrand.
6. Kiemenblättchen von *Narica cancellata* Ch.
7. Kiemenblättchen von *Natica lineata* Ch. *A* arterieller, *V* venöser Abschnitt, *t* Spitze.
8. Kiemenblättchen von *Sigaretus neritoides* L. *A* arterieller, *V* venöser Theil, *ar* Arterie, *v* Vene, *p* Muskelbündel, *s* Spitze, *vf* secundäre Fältchen. *α*—*δ* verschieden dichte Reihen kleiner Körperchen, durch deren Anordnung eine Querstreifung der Arterienwand entsteht.
9. Kiemenblättchen von *Crepidula peruviana* Lam.
10. Osphradium von *Littorina littorea* mit seiner Innervation.
11. Osphradium von *Paludina vivipara* im Querschnitt, parallel zur Mantelfläche. *a* Sinnesepithel, *I* epitheliale Einstülpungen, *n* der centrale Nerv.
12. Querschnitt durch dasselbe Osphradium senkrecht zum vorigen. Dieselben Buchstaben, *S* Sinus.

Fig. 1, 2, 4, 5, 7—9 nach Haller. Fig. 3 nach Thiele. Fig. 6 nach Bergh. Fig. 10—12 nach Bernard.

Digitized by Google



Digitized by Google

indem sie in eine graduirte Röhre mit Wasser gesetzt wurden. Das Resultat zeigt die Tabelle.

No.	Abgegebenes Wasser Portionen				Summa	Die Thiere verdrängten Wasser
1	2	1	4,7	16	23,7 ccm	10 ccm
2	1	7	12,8		20,8	8,3
3	1,5	19			20,5	9
4	1	7	8,8		16,8	6
5	1	2,5	12,7		16,2	6
6	1	8,5	11,3		20,8	8
7	1	14			15	5
8	0,5	12,5			13	6
9	1	6	7		14	5,8
10	1	8,5			9,5	4
11	1	2,5	9,3		12,8	4,8
12	1	10			11	5,5
Durchschnitt					16,1 ccm	6,5 ccm

Die Thiere geben also mindestens das Doppelte, ja bis zum Dreifachen ihres eigenen Volumens im contrahirten Zustande ab, so dass nicht daran zu denken ist, dass die Flüssigkeit in der Schale Platz haben könnte.

Sodann wurden 10 Exemplare zur Flüssigkeitsabgabe genöthigt und das Wasser in graduirten Gefässen aufgefangen; jede contrahirte Schnecke kam mit der gleichen Wassermenge, die sie abgegeben hatte, in eine kleine Glasschale. Als sie sich zum Theil ausgestreckt hatte und herumzukriechen begann, wurde die übrig gebliebene Wassermenge bestimmt, das Thier von neuem zur Contraction gereizt und die jetzt abgegebene Wassermenge wieder bestimmt. Das Ergebniss zeigt die nächste Tabelle.

No.	Portionen			Summa	Uebrig gelassenes Wasser	Ausgestossenes Wasser	Summa beider
1				10 ccm	6,5 ccm	3,2 ccm	9,7 ccm
2				13,5 „	8,3 „	5,2 „	13,5 „
3				13,5 „	9,8 „	3,7 „	13,5 „
4				10 „	6 „	2,9 „	8,9 „
5				7 „	5,2 „	1,2 „	6,4 „
6				6 „	2,8 „	3,2 „	6 „
7	1	3,2	5,5	9,7 „	5,5 „	4,5 „	10 „
8	1,5	2,6	5	9,1 „	4,7 „	4,4 „	9,1 „
9	1	4	5	10 „	6,5 „	4 „	9,5 „
10	1	3,5	3,5	8 „	5,8 „	2,2 „	8 „

Es war also von dem zugesetzten Wasser stets ein Theil verschwunden; die Schnecke gab ihn auf erneute Reizung wieder von sich. — Dasselbe

Digitized by Google

Resultat ergab der Versuch, wenn man die Schnecken in Wasser setzte, das mit indig-schwefelsaurem Natron blau gefärbt war. Nach dem Ausstrecken wurden sie in reines Wasser gebracht. Der Fuss schimmerte durch und durch blau. Wo Fuss oder Mantel an einer Stelle getupft wurden, erschienen sie heller blau, während die Nachbartheile, in die das Wasser gedrängt war, dunkelten. In reinem Wasser verschwand die Färbung allmählich innerhalb vier Tagen.

Ein anderes Experiment gab Aufschluss über die Zeitdauer der Wasseraufnahme. 17 contrahirte *Natica* wurden beobachtet, 1. wann sie anfingen, sich auszustrecken, 2. wann sie anfingen, zu kriechen, 3. wann sie völlig geschwellt waren. Das Wichtigste zeigt die Tabelle.

No.	I. Anfang des Ausstreckens	II. Anfang des Kriechens	III. Differenz von I. u. II.	IV. Zeitpunkt der völligen Schwellung	V. Differenz von I. u. IV.
	Uhr Min. Sec.	Uhr Min. Sec.	Min. Sec.	Uhr Min. Sec.	Min. Sec.
1	1 39	1 42	3	1 45	6
5	1 45	1 49	4	1 50	5
9	2 3	2 5 5	2 5	2 6 2	3 2
13	2 25	4 29 5	4 5	2 31 2	6 2
17	2 57	2 59 5	2 5	3 1 2	4 2
Durchschnitt			3 13		4 54

Das Minimum, welches ein Thier zu völliger Schwellung brauchte, war 2 Minuten, das Maximum 9 Minuten, der Durchschnitt 4 Minuten 54 Secunden. Das Minimum, das ein Thier, unter natürlichen Verhältnissen, nöthig hatte, um sich ganz im Sand einzugraben, war 3 Minuten, das Maximum 10 Minuten, der Durchschnitt 4 Minuten 2 Secunden.

Die Untersuchung der ausgestossenen Flüssigkeit ergab, dass sie unter Umständen reines Wasser sein konnte. Wenn oft Eiweiss darin vorkommt, ist's eben auf Rupturen zurückzuführen, die so häufig Wasserporen vorgetäuscht haben.

Als Ort der Wassereinfuhr wurde der obere Umfang des Propodiums erkannt. Hier am Rande zeigte sich auf Schnitten häufig eine Oeffnung von im höchsten Falle 7—8 Micromillimeter. Wiewohl Schiemenz nicht scharf unterscheiden zu können scheint, ob es sich um eine Reihe feiner Poren oder eine zusammenhängende Spalte handelt, entscheidet er sich doch für die letztere. Wo die Spalte geschlossen ist, sieht man im Schnitt nur eine geringe Vertiefung der äusseren Epithelfläche, während die untere unverändert erscheint. Bei geöffnetem Porus zeigt sich, dass die Epithelzellen an seinen Rändern niedriger werden (XXII, 10 b). Das Schliessen erfolgt nicht durch Sphincteren, sondern bloss durch gewöhnliche Muskelbündel, die von einer Hautstelle zur anderen ziehen, bald unmittelbar unter der Spalte, bald in geringem Abstand. Nirgends

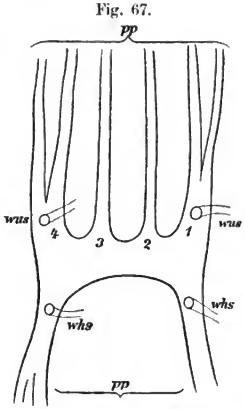
Digitized by Google

im Fusse verlaufen so starke Muskeln unter dem Epithel, als hier am Vorderrand.

Die Wasserspalte führt in ein zusammenhängendes System von Wasserräumen, welche durch eine continuirliche feine Membran mit auf- oder eingelagerten Kernen umgrenzt werden. Die Membran schliesst sich an der Spalte unmittelbar auf beiden Seiten an die Basalmembran an, sie hüllt alle Elemente des Fusses, Muskeln, Nerven, Drüsen, Bindegewebe etc. ein und schliesst sie vom Wasser ab; um jedes Gewebeelement bildet sie einen feinen Sinus, der sich vom Blutgefässsystem aus injiciren lässt, ohne dass Extravasate in die Zwischenlücken, d. h. in den Wasserraum eindrängen. Unter dem Epithel geht die Grenzhaut von einem Elemente auf das andere über und bildet so unter ihm einen fortlaufenden Epithelsinus.

In dem Netzwerk communicirender Wasserräume heben sich von den feineu peripherischen Maschen, welche dem dichteren Gefüge des subepithelialen Gewebes entsprechen, grössere, freiere Räume im Innern ab. Zunächst ist der Weg von der Wasserspalte nach dem Inneren, wenn nicht ganz frei, doch am wenigsten dicht durchsetzt. Unter diesen grösseren Canälen (Fig. 67) kann man einen Quercanal unterscheiden, der ungefähr direct unter dem Centralnervensystem liegt und zwei Längscanäle für den Hinterporus und sechs für das Propodium abgiebt. Die Canäle des Hinterfusses lassen sich nicht weit als solche verfolgen, sie lösen sich bald in das Maschenwerk auf; jeder giebt nach oben einen Ast für den hinteren Schalenlappen ab. Von den sechs Canälen des Propodiums entspringen jederseits die beiden äusseren mit gemeinsamer Wurzel, und von dieser Wurzel geht wiederum jederseits ein Canal in den vorderen Schalenlappen ab. Von dem äussersten Canale geht rechts und links die Strasse nach der Wasserspalte des oberen Vorderfussrandes ab. „Die Wasserräume finden sich nur im Fuss und seinen Adnexen, lassen dagegen den übrigen Körper frei." Das schliesst Schiemenz aus der Beschaffenheit des Blutgefässsystems, die Grenze ist nicht direct nachgewiesen.

Fig. 67.



Hauptwassercanäle des Fusses von *Natica josephina*. *mp* Mesopodium. *pp* Propodium. *whs* Wassergefäss für den hinteren, *wus* für den vorderen Schalenlappen. (Nach Schiemenz.)

Die Mechanik der Wassereinfuhr hat man sich so vorzustellen, dass bei erschlafften Muskeln durch eingepresstes Blut die Gewebstheile des Fusses gespreizt werden, wie man einen Handschuh aufbläst. Das Wasser muss nothwendiger Weise durch die Spalte in die leeren Räume eindringen.

Digitized by Google

Dabei wird die Einfuhr von Fremdkörpern theils durch die Engigkeit der Spalte, theils und noch mehr durch Schleim verhindert. Schnitte zeigen oft einen Schleimpfropf in einem Wasserporus. Der weitere Transport im Fusse geschieht nach Bedarf durch Muskelcontractionen.

Schiemenz selbst hält es für wahrscheinlich, dass solche Einrichtungen sich auf sandbewohnende Arten beschränken. —

Ich habe dieses interessante Wassergefässsystem unter das Epithel gestellt, wiewohl seine Natur von der Wasserspalte an durchaus unklar ist. Hypothesen sind mir nicht bekannt, so wenig wie die Entwicklungsgeschichte. Was bedeutet die feine Haut mit ihren Kernen, welche das ganze System continuirlich auskleidet? Bei der ausserordentlichen Complicirtheit, mit der sie alle Theile des Fusses durchsetzt, scheint sie auf den ersten Blick zu dessen mesodermalen Antheilen zu gehören. Damit aber kommen wir über das Dilemma einer directen Wasserspülung innerer, von keinem Epithel bedeckter Organe nicht hinweg, und der Fall stände als isolirte Ausnahme da. Mir scheint die Sache so zu liegen, dass jene kernhaltige Membran weiter nichts ist als eine weitgedehnte ectodermale Einstülpung. Der Ort aber, von wo die Einstülpung ausgeht, ist kein anderer als die breite Spalte der Lippen- oder Randdrüse. Es handelt sich also um nichts anderes, als um eine Sonderanpassung an das Graben im Sand, das Thier sucht den Sand, mit Hülfe von Blutdruck, wegzustemmen und wegzudrücken; bei der verstärkten Schwellung und Ausspreizung sank allmählich durch äusseren Wasserdruck das Epithel der schon vorhandenen Randspalte tiefer ein, wie es allmählich zu dem complicirten Wassergefässsystem sich ausdehnte. Die Entwicklungsgeschichte kann vielleicht für *Natica* die Entscheidung über diese Hypothese bringen; vergleichende Untersuchungen müssen zeigen, ob noch Uebergangsstufen niederen Grades bei anderen Formen sich finden.

III. Musculatur und Bindegewebe.

Es soll hier bloss die Stammmusculatur behandelt werden, mit einigen Abänderungen, welche sie im Hautmuskelschlauch erleidet. Weitere Einzelheiten folgen bei den verschiedenen Organen. Dasselbe gilt für das Bindegewebe.

a. Die Musculatur.

Es scheint nicht ganz leicht, ein bestimmtes Schema zu Grunde zu legen. Soll man von einer gedeckelten Schnecke ausgehen oder von einer deckellosen, wie die untersten Rhipidoglossen und die Docoglossen sind, von einer kriechenden oder schwimmenden? Da die Urformen, der Entwickelungsgeschichte entsprechend, gedeckelt waren, hat man natürlich solche zu Grunde zu legen. Nach der Ontogenie zeigt sich da ein scharfer Gegensatz zwischen dem Spindelmuskel und dem übrigen Hautmuskelschlauch. Er wird am schärfsten bei solchen Formen, welche als Larven ein verlängertes eupelagisches Leben führen wie

Digitized by Google

Macgillivrayia, die Doliumlarve oder die verschiedenen *Sinusigera*. Hier geht eine compacte Muskelmasse von der Spindel zum Operculum. Die vorderen Sohlentheile erscheinen ganz muskelarm. Eine ähnliche Unterscheidung macht Houssay, wenn er den Hinterfuss mit den Columellaris der Vordersohle gegenüberstellt und nur die letztere als Homologon des Muschelfusses betrachtet. Haller spricht ähnlich vom Unterfuss.

Der Spindeldeckelmuskel kann unter Umständen eine bedeutende Länge erreichen, da, wo das Operculum bei dem kriechenden Thiere weit hinten auf dem Fusse sitzt (XI, 6, 9, 11, 12).

Inwieweit es berechtigt ist, die ganze übrige Fussmusculatur als locomotorisch dem Columellaris gegenüberzustellen, wie es Haller thut, müssen künftige Untersuchungen lehren. Nach meiner Kenntniss der Pulmonaten kommen für die Locomotion nur die Längsmuskeln der Sohle in Betracht.

Man kann wohl auf die Möglichkeit hinweisen, dass der Spindelmuskel ursprünglich ein zweiseitig symmetrisches Organ gewesen ist. Dafür spricht seine gelegentliche Halbirung bei *Macgillivrayia*, *Jeffreysia* durch die auf dem Deckel vorspringende Leiste. Daraus würde nicht mit Nothwendigkeit folgen, dass die Ansatzstelle an der Schale zuerst zweiseitig gewesen wäre, zum Mindesten brauchten die beiden Antimeren nicht von einander getrennt zu liegen rechts und links, sondern sie konnten bei einander am hinteren Schalenrande sich inseriren. Jedenfalls wäre diese Auffassung verschieden von der Hypothese, nach der der eine der beiden Retractoren verloren gegangen wäre und nur der andere sich erhalten und zum Columellaris umgebildet hätte, wie sie Plate vertritt. Ausführlichere Unterlagen, als in jener Leiste gegeben sind, dürften für die Entscheidung fehlen. Doch sei bemerkt, dass ein solcher hypothetischer, aus zwei Antimeren bestehender Columellaris nichts mit der secundären Hufeisenform zu thun hat (s. u.).

Da nach jetzigem Kenntnissstande die Saug- und Gleitsohle als ursprüngliche Fussform angenommen werden darf, so kann wohl die scharfe Herausschälung des Spindelmuskels als Deckelretractor nur als ein secundärer Zustand betrachtet werden. Ein allgemeiner Hautmuskelschlauch, der seine reichsten Elemente von dem nach unten ausstrahlenden Spindelmuskel erhält und von ihnen verstärkt wird, war wohl den ausgestorbenen Vorfahren ebenso eigen, als er jetzt bei den höheren Monotocardien, welche vielfach das Operculum wieder verloren haben, sich von neuem herausgebildet hat. Immerhin ist es misslich, einerseits die Ontogonie hintanzusetzen, andererseits die Reconstruction von den höchstentwickelten Gestalten herzuleiten.

Der Fuss als ein Schwellgewebe enthält zahlreiche Blutlacunen, welche mit der Leibeshöhle zusammenhängen (s. Kreislauf).

Die wichtigsten Abänderungen werden bewirkt durch zwei entgegengesetzte Anpassungen, durch partielle oder völlige Sesshaftigkeit beim Felsenleben in stark bewegtem Wasser einer Brandung oder reissender

Digitized by Google

Bäche und durch die eupelagische Lebensweise der Heteropoden. Die Sessilität ist charakteristisch für die Docoglossen und niederen Rhipidoglossen, sie wiederholt sich aber bei verschiedenen Monotocardien, tritt aber zurück unter diesen bei den höheren oder Stenoglossen. Man kann also wohl das Gesetz aufstellen, dass die Bewegungsfreiheit und damit die Entwickelung eines normalen Spindelmuskels sich mit der zunehmenden Höhe der Organisation gesteigert haben.

Andere Sonderbildungen finden sich ebenfalls im Gefolge abweichender Locomotion, zumal auf dem Lande beim *Cyclostoma*. Dagegen fehlt es noch an einer Arbeit über Verlauf und Abänderung der Muskelzüge bei der Umformung zum Springfusse der Strombiden und ähnlichem.

1) Der Hautmuskelschlauch.

Eine systematische Uebersicht zu geben fehlen auch hier die Grundlagen. Man könnte höchstens feststellen, dass der Nacken und die Seitenwände die Fasern mehr in Längs- und Querschichten trennen, während weiterhin im Fuss die Richtungen vielmehr durcheinander gehen, Schrägfasern dazukommen und senkrechte Bündel die Seitentheile der Haut mit der Sohle verbinden. Viele von den senkrechten und schrägen Fasern sind jedenfalls auf ausstrahlende Elemente des Spindelmuskels zurückzuführen. Schiemenz aber zeichnet bei *Natica* massenhaft Bündel, welche die beiden Flächen des Propodiums mit einander verbinden, die Schliessmuskeln der Wasserspalte sind nichts anderes und sind doch nicht als etwas Besonderes erworben.

Im Kopf und Nacken von *Patella* giebt Harvey Gibson drei Muskellagen an, aussen Quer- oder Ringfasern, darunter eine Längsfaserschicht mit Schrägfasern, darunter wieder Querfasern. Auf der Ventralseite des Kopfes verschwindet die mittlere Längsfaserschicht beinahe, während die beiden anderen sich verdicken (1400).

2) Abweichungen des Spindel- oder Schalenmuskels.

Rhipidoglossen und Docoglossen.

Je fester die Thiere in der Brandung sitzen, je mehr der Fuss zum Saugnapf wird, desto mehr verkümmert der Deckel, desto kräftiger strahlt der Spindelmuskel in die Sohle aus, offenbar um für die Saugwirkung das Vacuum herzustellen, desto mehr rückt der Ansatz von der Spindel weg an die Oberseite des letzten Umganges der Schale, welche ihr Gewinde mehr und mehr einbüsst. So entsteht der starke Muskel von *Haliotis*, der seinen Eindruck rechts an der Schale zurücklässt (S. 215. Fig. 47*d*). Hier greift der Eingeweidesack noch links um den Muskel herum. Verwandte Formen, wie *Gena*, sind leider nicht anatomisch bekannt; sie lassen ähnliche, vielleicht weiter gehende Stufen erwarten. Wenn die Spira sich noch mehr herabdrückt und das Gehäuse napfförmig wird, wird auch der Eingeweidesack nach vorn verdrängt, zum mindesten

Digitized by Google

aus dem Gewinde heraus. Da aber dabei zugleich die Schale sich hinter dem Nucleus oder Apex erweitert, wird für den Muskel Platz geschafft zu weiterer Ausdehnung. Sein Ansatz greift auf den erweiterten Schalentheil hinüber und dehnt sich, den Ansprüchen der Symmetrie folgend, bis auf die linke Seite aus, er bildet das nach vorn offene Hufeisen der Fissurelliden und Docoglossen (Fig. 47*a*, *b*, *c*), wobei vordere Verstärkungen wieder die an den Eindrücken sichtbaren vorderen Erweiterungen bilden. Je mehr bei diesem Felsenleben die flach werdende Schale nur noch einen Rückenschutz des festgesaugten Thieres darstellt, ohne das losgelöste in sein Gewinde aufnehmen zu können, desto beständiger werden die Beziehungen zwischen Mantel und Schalenrand, die sich nur noch unbedeutend gegen einander verschieben, daher noch weitere Muskelzüge des Hautmuskelschlauches bis an die Schale heranreichen und sich an ihr befestigen. So ist wohl jene Mantelkante entstanden, die oben (s. Epithel) von denselben Thieren erwähnt wurde, so erklärt sich, dass auch von links bei *Haliotis* ein Muskelbündel von der Schale in den Fuss herabsteigt.

In diesen Ausführungen stimme ich im Allgemeinen mit Bouton, Thiele u. a. überein, während Haller (1411) ungefähr den umgekehrten Verlauf annimmt. Nach ihm ist der hufeisenförmige Muskel der ursprüngliche. Die Pleurotomarien, die ältesten unter den lebenden, sollen ihn haben. *Haliotis*, an das Felsenleben gewöhnt, daher mit napfförmigem Gehäuse und ohne Deckel, ging doch in ihrer Anpassung nicht so weit wie die Fissurellen. Hier nun soll allmählich, und zum ersten Male bei den Prosobranchien, der Spindelmuskel aufgetreten sein. Er soll dem rechten vorderen Theil des Hufeisens entsprechen, während auch vom linken ein Rest blieb. Aus dem Haliotismuskel soll dann weiter der Spindelmuskel der Trochiden und aller höheren Vorderkiemer entstanden sein.

Solcher Auffassung widerspricht aber die Ueberlegung, dass wir dann von den spiralig aufgewundenen Pleurotomarien die napfförmigen Haliotiden und von diesen erst wieder die Trochiden und Monotocardien abzuleiten hätten, während sich doch offenbar die Trochiden enger an die Pleurotomarien anschliessen und die Haliotiden einen alten Seitenzweig darstellen. Dazu kommt aber als wesentlich der Umstand, dass *Pleurotomaria* gar keinen hufeisenförmigen Schalenmuskel, den man sich auch in seinem Lagerungsverhältniss zum Eingeweidesack nur schwer vorstellen könnte, besitzt, sondern bereits einen Spindelmuskel, wenigstens reden Bouvier und Fischer von einem „muscle columellaire". (E. L. Bouvier et A. Fischer, Sur l'organisation et les affinités des Pleurotomaires. Compt. rend. ac. sc. Paris CXXIV 1897. p. 695—697.)

Der Hufeisenmuskel der Docoglossen ist nicht continuirlich, sondern durch eingelagerte Bindegewebsmassen in eine Anzahl von Prismen getheilt von annähernd quadratischem Querschnitt an der Wurzel. Nach unten strahlen die Fasern aus einander, mehr weniger fächerförmig. Sie bilden den Boden der Leibeshöhle, sie treten in den Fuss ein bis zur

Digitized by Google

Sohle. Bei der Ausstrahlung geschieht es, dass die Bündel von links unten an der Sohle über die Mediane nach rechts hinübertreten und die von rechts nach links, dabei entsteht in der Mediane eine Kreuzung.

Bei den Neritiden mit ihrer Resorption und Callusbildung in der Schale musste der Muskelansatz sich auf das neugebildete Myophor verschieben. Dabei theilte sich der Muskel in eine rechte und linke Hälfte, und bei *Septaria* s. *Navicella* sehen wir auf der Innenseite der Schale rechts und links einen Muskeleindruck; beide bestreben sich, nach hinten zusammenzukommen und so die Hufeisenform zu erreichen, ohne dass der Schluss völlig gelingt.

Noch mag hinzugefügt werden, dass bei den Umbildungen und dem Verluste des Deckels die Musculatur nicht immer streng homologisirt werden kann. Der hufeisenförmige Muskel der Fissurelliden entspricht nicht durchaus den der Docoglossen, wie die Lage der Pedalganglien innerhalb des Fusses ergiebt (1407). Sie finden sich bei den Patellen tiefer in der Musculatur als bei *Fissurella*, wo sie einfach auf dem Boden der Leibeshöhle liegen; ein Grund mehr, nicht an Vererbung zu denken, sondern an verschiedene selbständig erworbene Anpassungen an die gleichen äusseren Bedingungen, an Convergenzen also.

Monotocardien.

Dieselbe Umfassung des Columellaris zum Hufeisen vollzieht sich wieder bei Calyptraeiden und Capuliden bei derselben Sessilität. *Capulus, Hipponyx* und Verwandte haben die gleichen Muskeleindrücke. Bei letzterem ist es von hohem Interesse, dass sich die gleiche Form wiederholt, sowohl an der Schale wie an der Basalplatte, die das Operculum sein kann. Haller, der die allmähliche Umbildung der Spiralschale zum Napf verfolgt hat (1410, III) giebt leider nichts an über die Verschiebung der Muskeleindrücke.

Wohl aber berichtet uns derselbe Autor über die höchste Form, die sesshaft geworden ist, *Concholepas peruviana* (1410, I). Der Muskel wird ebenso zum Hufeisenmuskel, indem er von der reducirten Spira wegrückt. Von hohem Interesse ist es aber, dass noch das Operculum erhalten bleibt ohne zu functioniren. Von ihm laufen Muskelfasern in zwei Richtungen in den Fuss, die einen verlieren sich divergirend, die andern gehen zum Muskeleindruck der Schale. Vermuthlich hat der Deckel doch noch irgend eine untergeordnete Bedeutung, wenn auch nicht zum Schalenverschluss.

Ein gutes Beispiel für einen noch vorhandenen, aber nicht mehr gebrauchten Deckel liefert *Septaria*, doch fehlt es an der Untersuchung der Musculatur.

3) Der Fuss des *Cyclostoma*.

Bei der tiefen Theilung durch die Längsfurche und dem abwechselndem Gebrauch beider Fusshälften sind Einrichtungen getroffen, um das

Digitized by Google

Blut der einen, sich contrahirenden Sohlenhälfte gleich wieder zum Schwellen der andern zu verwerthen, ohne dass ein Rückfluss in die Leibeshöhle statthaben könnte. Sie bestehen im Wesentlichen in einer Anzahl von Muskelblättern oder -häuten, welche sich über dem Fusse quer durch den unteren Theil der Leibeshöhle erstrecken. Vorn an den Pedalganglien kommen alle zusammen, nach hinten strahlen sie auseinander, das erste richtet sich ziemlich stark auf, das zweite ist mehr geneigt, das dritte und vierte laufen horizontal über einander in geringem Abstand über der Furche. Sie bestehen hauptsächlich aus Querfasern und verhindern oder verlangsamen den Abfluss des Blutes in die Leibeshöhle, pressen es vielmehr in die Fusshälfte, die, am wenigsten contrahirt, den geringsten Widerstand leistet. Der Columellaris verläuft normal als Deckelmuskel.

Der Muskelfilz in der Sohle, den Haller als locomotorisch bezeichnet, ist ausserordentlich dicht; doch scheint es, dass hauptsächlich Längsbündel für die Ortsbewegung in Frage kommen. Noch über der Furche besteht die dünne Haut aus einem Filz von Schräg- und vorwiegend Querfasern.

Die Schnauze, die bei der Locomotion mitwirkt, hat oben eine viel dickere Muskelwand als unten, nach der Regel; es lassen sich keine bestimmten Schichten trennen; höchstens kann man feststellen, dass die Längsmuskeln überwiegen und sowohl von aussen wie von innen Ringmuskeln einschliessen, in anderer Folge also als bei *Patella* (s. o.). Die Längsmuskeln sind es, welche in der Endscheibe fächerartig, unter Umbiegung nach aussen, auseinander strahlen, ihre Fasern durcheinander flechten und den Saugnapf aufbauen.

4) Die Musculatur der Heteropoden.

Die Durchsichtigkeit des Körpers hat Gelegenheit gegeben zu besonders genauer Analyse.

Die älteren Arbeiten von Leuckart (1433) und Gegenbaur (119) sind durch die Abhandlung von Kalide (1420) corrigirt und vervollständigt worden, daher wir der letzteren zu folgen haben. Warlomont (1495) giebt Zeichnungen, ohne sich auf eine genauere Beschreibung einzulassen. Paneth (237) hat namentlich histologische Einzelheiten zugefügt. Bedauerlich bleibt es, dass Kalide keine Atlantide in den Bereich seiner Betrachtungen zog. Der Hauptunterschied bleibt namentlich der, dass ein Columellaris als Deckelretractor sich erhalten hat. Wackwitz (240) giebt wenigstens einige Ergänzungen. Ueber *Pterosoma* fehlen die Angaben so gut wie ganz. Die allgemeine Beschreibung s. o. (S. 149 ff.).

Es ist selbstverständlich, dass die Beziehungen des Columellaris zum Fuss bei der beschalten *Carinaria* noch klarer hervortreten als bei der nackten *Pterotrachea*.

Als charakteristisch kann es gelten, dass die Fasern verschiedener

Digitized by Google

Richtung viel schärfer nach Lagen gesondert sind und sich viel weniger durchflechten als bei den Bodenformen. Ebenso ist die Trennung der rechten von der linken Körperseite viel schärfer, so dass nur wenige Fasern von einer Hälfte zur anderen herüberwechseln, ja bei *Pterotrachea* gar keine mehr; auch die beiden Hälften der Flosse sind scharf von einander getrennt durch zwischengelagertes Gallertgewebe (s. u.). Nur im Saugnapf werden die beiden Antimeren gewöhnlicher Art zu einem einheitlichen Organ verbunden. Das Gallertgewebe bildet eine äussere schwächere Lage zwischen Epithel und Musculatur, dann folgen die Muskelschichten in unmittelbarer Uebereinanderlagerung, endlich nach innen kommt die bedeutendste Gallertmasse.

Pterotrachea.

Rumpfmusculatur. Die Musculatur des Rüssels besteht vorwiegend aus Längsfasern, die ein gleichmässiges Muskelstratum bilden. Es ist nur durch einen in der dorsalen Medianlinie liegenden Streifen, „die Rückenlinie", unterbrochen. Sie verjüngt sich nach vorn. Hinten reicht sie bis zum Eingeweidesack. Etwa bis zur Höhe des Rüssels

Fig. 68.

Musculatur von *Pterotrachea* (nach Kalide).

liegt der Längsmusculatur an der Ventralseite eine Ringmuskelschicht auf. Sie besteht ebenfalls aus dicht neben einander liegenden Fasern, die indess von Strecke zu Strecke dichter gehäuft sind. Um die Mundöffnung ist die Ringmusculatur völlig geschlossen und bildet einen kräftigen Sphincter. Nach rückwärts wird sie allmählich schwächer, bis sie am Uebergang des Rüssels in den Rumpf ihren Abschluss erreicht.

Kurz vor Hirn und Auge trennt sich die Längsmusculatur des Rüssels. Ein breites Muskelband tritt zwischen beiden hindurch und läuft als „Rückenstreif" neben der Rückenlinie bis zum Intestinalsack. Die übrige Masse weicht vor dem Auge nach unten aus. Ein Theil entspricht als „Bauchstreif" in seinem Verlauf dem Rückenstreif, so dass zwischen rechtem und linkem Bauchstreifen eine „Bauchlinie" muskelfrei bleibt.

Digitized by Google

Der Rest wendet sich hinter dem Auge nach oben und schliesst sich dem Rückenstreifen an.

Zwischen Bauch- und Rückenstreifen liegen zwei diagonale Muskelschichten, deren Fasern sich unter einem Winkel von ca. 70 Grad kreuzen. In der äusseren Schicht laufen die Elemente von vorn und oben nach hinten und unten. Sie zweigen sich gleichmässig vom Rückenstreifen ab, bilden eine zusammenhängende Schicht unter schwach S-förmigem Verlauf und schliessen sich unten ebenso gleichmässig dem Bauchstreifen an. In umgekehrter Richtung verlaufen die Fasern der unteren Schicht, das S ist etwas steiler aufgerichtet. Sie treten nicht gleichmässig von dem Bauch- und Rückenstreifen ab, sondern in Bündeln, die sich indess bald zur gleichmässigen Diagonalschicht ausbreiten.

Die obere Diagonalschicht soll denjenigen Längsfasern des Rüssels entstammen, welche zwischen Hirn und Auge hindurchtreten, die unteren denen, welche vor dem Auge nach unten entweichen (s. u. *Carinaria*).

Die beiden Diagonalschichten lassen sich bis in die Nähe der Flosse verfolgen. Kurz vor ihr hört die untere Schicht auf, während die Fasern der äusseren Lage wieder in die Längsrichtung übergehen. Sie schliessen sich dem nach hinten zu etwas convergirenden Rücken- oder Bauchstreifen an und bilden mit ihnen eine zusammenhängende Schicht, welche von der Rückenlinie bis zur Bauchlinie reicht. Die Schicht verschmälert sich vor und unter dem Intestinalsack und tritt nur in einzelnen schwachen Strängen in den Schwanz ein, wo diese wieder verschieden an Stärke zunehmen. Der Intestinalsack erhält keine Muskelfasern.

Der Schwanz hat vier Paar Längsmuskelbänder, von denen das oberste das schwächste ist. Seine Schenkel vereinigen sich nach hinten in der Medianebene zu einem unpaaren Muskelstrange, der, nach unten liegend, in einen ebensolchen Muskelstrang einbiegt, der aus der Vereinigung des zweiten etwas stärkeren Paares hervorgegangen ist. Ebenso geschieht es mit dem dritten Paare. Das vierte Paar vereinigt sich, nachdem es schon zweimal durch Commissuren sich verbunden hat. So treten jetzt zwei unpaare über einander liegende Bänder in die horizontale Schwanzflosse ein. Hier beschreiben sie je einen flachen Bogen, dessen Concavität nach innen liegt, gehen am Ende der Flosse in einander über und ziehen im Schwanzfaden weiter. Das obere Band ist in der Flosse durch einen verticalen Spalt in zwei Hälften zerlegt. Wo die Muskeln sich am Ende der Flosse vereinigen, treten noch zwei Längsmuskeln ab, welche die Flosse in einem zu ihrem Rande parallelen Bogen durchziehn und vorn in das unterste Bänderpaar überzugehen scheinen, kurz vor dessen Vereinigung. Ausserdem hat die Horizontalflosse noch zwei über einander liegende Muskelschichten. Jede wird aus einzelnen, regelmässig vertheilten Bündeln zusammengesetzt, die mit ihren Fasern die beiden medianen Längsbänder durchsetzen und dann beiderseits nach dem Rande und etwas nach hinten zu verlaufen. Sie bilden mit dem gespaltenen dorsalen Längsband eine zierliche Leiterfigur.

Digitized by Google

Musculatur der Flosse. Der Kielfuss hat eine Musculatur, die mit der des Rumpfes in gar keinem Zusammenhange steht, daher er sich leicht aus dem Körper herausziehen lässt. Drei Paar Muskelstümpfe stehen dann aus ihm heraus, zwei vorn, das dritte hinten. Das erste Paar kommt nach Leuckart von der Innenwand des Körpers, das zweite bleibt frei und bildet eine Schlinge, indem die Antimeren sich mit ihren Enden an einander legen. Die beiden Blätter des hinteren Paares dagegen liegen in ganzer Ausdehnung an einander und stellen eine kurze viereckige Platte dar. Einzelne Fasern, wahrscheinlich bindegewebiger Natur, ziehen divergirend von dem Ende der Muskelstümpfe an der Innenseite der Körperwand jederseits in die Höhe bis dicht an den Rückenstreifen. Die Muskeln treten durch die muskelfreie Bauchlinie in die Flosse ein. Dabei lösen sie sich in ihre Elemente auf und strahlen unter Vermehrung derselben nach dem Flossenrande aus. Das zierliche Maschennetz besteht jederseits aus zwei übereinander liegenden Faserschichten von gekreuztem Verlauf. Die Fasern der äusseren Schicht gehen nach vorn und unten, also umgekehrt wie in der äusseren Diagonalschicht des Rumpfes, die der inneren nach hinten und unten. Nach dem Flossenrande zu vermindert sich die Zahl der Faserelemente in den Muskelschichten, so dass diese in einzelne Bündel zerfallen, die am äussersten Rande mit denen der Gegenseite zusammentreffen.

Die Musculatur des Saugnapfes besteht innen aus einem geschlossenen Ringmuskel, der nach aussen von senkrecht zu ihm verlaufenden Fasern überlagert wird. Sie setzen sich nach oben in vier Muskelstränge fort, welche ihm zur Befestigung dienen; sie verlaufen divergirend zwischen den beiden Lamellen der Flosse.

Carinaria.

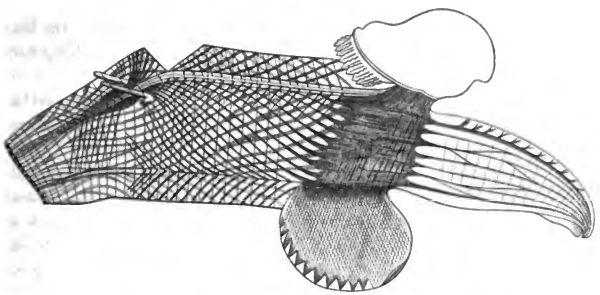
Die Muskeln liegen hier in grösserer Entfernung vom Epithel, da sich Gallertgewebe eingeschoben hat. Ein anderer Unterschied liegt darin, dass keine gleichmässigen Muskelschichten den Rumpf umschliessen, sondern dass sich die Fasern durchweg zu Bündeln vereinigt haben. Ausserdem kommen noch verschiedene neue Elemente hinzu.

Im Rüssel verlaufen die Bänder in der Längsrichtung, allerdings in flachen Bogen, in gleichen Abständen sich Anastomosen zusendend. Sie lassen auch hier, indem sie sich aus einander drängen und damit zu dickeren Grenzwülsten zusammenschieben, eine Rücken- und Bauchlinie frei; die Rückenlinie reicht auch hier bis zum Mantel, während die Bauchlinie nur wenig über den Rüssel hinausgeht. Die Bänder weichen auch hier vor den Augen auseinander; der obere Theil, zunächst neben Rückenlinie zusammengeschlossen, löst sich gleich wieder auf und bildet die äussere Diagonalschicht, in der die Bänder von vorn und oben nach hinten und unten verlaufen. Der andere Theil der Längsmuskelbänder, die viel kräftiger sind, zieht unter dem Auge durch und bildet die untere Diagonalschicht mit dem Verlauf von vorn und unten nach oben und

Digitized by Google

hinten. An den Bändern der Rückenlinie und in der ventralen Mediane stehen die einzelnen Bündel der Diagonalschichten mit einander in Verbindung, ohne indess Rücken- und Bauchstreifen zu bilden.

Fig. 69.



Musculatur von *Carinaria*. Das Thier ist rechts aufgeschnitten, die rechte Seite nach oben und unten auseinandergelegt. (Nach Kalide.)

Unterhalb des Mantels gehen beide Diagonalschichten auch hier in die Längsrichtung über und bilden eine zusammenhängende Schicht, die sich im Schwanz wieder in eine Anzahl einzelner Bänder auflöst, die manchfach unter einander anastomosiren. Das unterste und oberste sind am stärksten, von letzterem strahlen kurze Bündel in den Gallertsaum aus.

Von der continuirlichen Schicht geht eine Fortsetzung nach oben in den Stiel des Eingeweidesackes über und verliert sich an letzterem.

Ausserhalb der Diagonal- und Längsmuskelschichten findet sich bei *Carinaria* vor dem Mantel noch eine Schicht von Ringmuskelfasern. Sie wird gebildet von einzelnen Ringen, die in gleichmässigen Abständen rings um den Körper laufen. Jeder besteht aus langgestreckten Fasern, die mit ihren lang ausgezogenen Spitzen an einander liegen.

Wesentlich anders ist die Ringmusculatur des Schwanzes. Sie beginnt mit einzelnen Querfasern; nach hinten zu werden es richtige Bänder, immer stärker und stärker, wenn auch hinter den Längsmuskeln an Breite zurückstehend. Sie bilden keine richtigen Ringe, sondern laufen oben und unten spitz aus, ohne die Mittellinie zu erreichen; sie betheiligen sich am Gerüst der Schwanzflosse. Diese ist hier kleiner, hinten nicht ausgeschnitten, liegt mehr an der Unterseite vor dem herabgekrümmten Schwanzende und verliert sich bald nach vorn in dem Contour des Schwanzes. Man findet in der Flosse auch hier Längsbündel, den unteren Bündeln des Schwanzes entsprechend, dazu Querbündel, aber nur in einer Schicht. Sie werden gebildet von den letzten Ringmuskeln, die von dem kamm-

Digitized by Google

förmigen Saume des Schwanzendes ausgehen und in der Flosse diagonal verlaufen, ohne ihren Saum zu erreichen.

Die Rückenlinie ist nicht, wie bei *Pterotrachea*, muskelfrei, sondern hat einige feine Längsmuskeln, die im Rüssel sehr zart beginnen und sich bis zum Mantel verfolgen lassen, mit kurzer Unterbrechung in der Augengegend. Von ihnen strahlen feine Aeste nach vorn und unten aus, welche im Rüssel bis dicht an den Bauchstreifen herangehen, im Rumpfe aber sich an den Seiten verlieren. Sie liegen zwischen der Ringmuskelschicht und in den Diagonalschichten.

Auch die Bauchlinie hat schwache Längsbänder. Von ihnen gehen im Rumpfe eine Anzahl Bündel nach vorn und oben in die Augengegend ab als vordere Fortsetzung der äusseren Diagonalschicht.

Die Flossenmusculatur geht deutlich aus einem Columellaris hervor, einzelne Fasern lassen sich bis zum hinteren Umfange des Intestinalsackes verfolgen. Daraus entstehen zwei breite Muskelplatten, die etwas schräg nach vorn in den Kielfuss hinabsteigen. Beim Eintritt lösen sie sich in eine Anzahl schmaler Bänder auf, die in verschiedener Richtung nach dem Flossenrand ausstrahlen. Wie bei *Pterotrachea* zieht ein äusseres Stratum von hinten und oben nach vorn und unten, ein tieferes in umgekehrter Richtung. Unter diesem aber folgt jederseits eine Schicht zarter Bündel, die der Längsaxe des Körpers parallel gehen, vorn und hinten den Flossenrand erreichen und sich hier meist gabeln; sie hört nach unten zu eine Strecke vor dem Flossenrand auf. Unter dieser Schicht endlich kommen noch am vorderen und hinteren Rande einige Faserstränge, die zu den vorigen gerade senkrecht verlaufen.

Diese beiden Schichten also im Inneren der Flosse, sowie die Längsbündel in der Rücken- und Bauchlinie mit den davon ausstrahlenden Schrägmuskeln, schliesslich die oberflächlichen Ringmuskeln hat *Carinaria* vor *Pterotrachea* voraus.

Atlanta.

Wackwitz (240) macht darauf aufmerksam, dass, entsprechend der reicheren Gliederung des Fusses und der Aufgabe, die grosse Schale zu halten, eine grosse Fülle verschieden verlaufender Muskelzüge vorhanden ist, weit complicirter als bei *Carinaria* und *Pterotrachea*. Die genauere Analyse steht indess noch aus.

5. Histologie.

Im Allgemeinen ist das Muskelement der Prosobranchien eine spindelförmige Faser, im Innern mit einer Marksubstanz, welche den Kern enthält, aussen mit einem contractilen Mantel. Im Einzelnen herrschen aber viele Differenzen, sowie Unsicherheiten. Die Differenzen betreffen die Länge der Faser, ihre grade oder verzweigte Form, den Antheil der Marksubstanz am Aufbau der Faser, die Ausbildung der contractilen Rinde, bez. ihre Zerlegung in Fibrillen, sowie die verschiedenen Ueber-

Digitized by Google

gänge zwischen glatter Faser und quergestreifter. Die strittigen Punkte betreffen hauptsächlich die Anzahl der Kerne, d. h. die Frage, ob die Faser aus einer oder aus mehreren Zellen sich herleitet, und wiederum die Entwickelung der Querstreifen.

Anzahl der Kerne.

Leydig fand bei *Paludina* die Muskelfasern zum Theil aus einer Reihe verschmolzener Zellen zusammengesetzt, so dass die Kerne bis auf sechs und acht stiegen. Entsprechend lässt Margó eine grössere Anzahl von Sarcoplasten zu einer Faser zusammentreten (235). Beide Angaben scheinen sich nicht zu bestätigen. Ganz allgemein gilt jetzt die Faser für eine Zelle, eine „Faserzelle" mit einem Kern, nur Boll behauptet mit Bestimmtheit, dass bei den längsten Fasern der Heteropoden, die auf 5 mm Länge anwachsen können, zwei Kerne vorkommen, die in grösserer Entfernung von einander in der Axen- oder Marksubstanz liegen (212). Also wären im höchsten Falle zwei Zellen zu einer Faser zusammengetreten.

1) Bau der Marksubstanz.

Der Kern liegt stets in der breitesten Stelle der Faser. Hier nimmt er oft die ganze Breite des inneren Lumens, bisweilen die der ganzen Faser ein. Meist liegt er wandständig von einigen Plasmazügen getragen. Er ist in die Länge gestreckt und enthält ein oder auch zwei kleine Nucleolen. Der einfache Nucleus kann verschiedene unregelmässige Formen annehmen (1420). Das Plasma, welches den Rest der ursprünglichen Bildungszelle darstellt, spitzt sich nach den Faserenden zu, doch so, dass es an Masse und Länge sehr variirt. Es nimmt manchmal nur einen sehr geringen Axentheil ein, wiewohl es bei den Prosobranchien niemals völlig zu verschwinden scheint; es reicht oft bis zu den Enden der Faser oder doch nahezu bis dahin, in anderen Fällen spitzt es sich sehr zu und überlässt die grösste Faserlänge der contractilen Substanz. Es erscheint bald mehr durch und durch körnig, bald in wabigen Strängen, also mehr vacuolisirt. Seine Quantität scheint mit der Leistung der Faser zusammenzuhängen (240), so zwar, dass ein reichlicher Vorrath nöthig ist bei Fasern, die viel und dauernd Arbeit zu verrichten haben, wie die der Sohle; wenn es zurücktritt, kann zwar kräftige Arbeit geleistet werden, aber nur vorübergehend, wie im Spindelmuskel.

Als Kraftvorrath scheint die Marksubstanz reichlich Glycogen zu enthalten (224, 241).

2) Bau der Rinde.

Die Rinde lagert sich zwischen Sarcolemm und Marksubstanz ein, als der zur eigentlich thätigen Substanz umgewandelte Theil der Bildungszelle. Bisweilen scheint jedoch die contractile Substanz diesen Raum nicht ganz auszufüllen; sondern es hat sich in der Rinde abermals eine

Digitized by Google

functionelle und histologische Differenzirung in einen activen und inactiven Theil vollzogen, so zwar, dass der inactive einen Mantel unter dem Sacrolemm bildet und der active eine innere Rindenschicht bildet, welche die Marksubstanz umgiebt, aus der sie ihren Kraftverlust immer wieder ergänzt.

Die Thatsache, dass die Muskelfaser eine Spindelzelle ist, lässt sie unter die glatte Musculatur einreihen. Doch erheben sich da verschiedene Einwände physiologischer und histologischer Art. Williams weist darauf hin (241), dass sich die Musculatur der Mollusken tetanisiren lässt, was bei der glatten Musculatur wenigstens der Wirbelthiere nicht gelingt. In histologischer Hinsicht aber wurde man früh darauf aufmerksam, dass die Muskelfaser der Weichthiere oft Querstreifen zeigt, bald nur andeutungsweise, bald in ziemlicher Vollendung. Eine ganze Reihe von Autoren haben das Phänomen angegeben; am stärksten trat die Erscheinung immer bei der Musculatur des Schlundkopfes hervor. Hier gab sie Leydig von *Paludina* an, fügte aber gleich die Herzmusculatur hinzu. Meist wurden allerdings andere Weichthiere bevorzugt, namentlich die Schliessmuskeln der Lamellibranchien, so von Lebert und Robin, von Margó, weiter von Gegenbaur bei Pulmonaten, von H. Müller, Pagenstecher u. a. Für Prosobranchien lieferten indess Pagenstecher (*Turbo*, *Trochus*) und Dall (*Acmaea*) den Nachweis (218). Doch kamen wiederum Zweifel. Nach der eigenthümlichen Angabe Schwalbe's hat die Pharynxmusculatur keine eigentliche Querstreifung, sondern die Linien laufen schräg über die Faser weg in gekreuzten Richtungen von rechts hinten nach links vorn und von links hinten nach rechts vorn. Diesem Befund die richtige Deutung zu geben gelang Fol (224). Er zeigte, dass die in Fibrillen zerfallene Rinde Spiraltouren beschreibt von verschiedener Steilheit. Diese erklären die gekreuzten Schrägstreifen ohne weiteres, das eine System liegt in der oberen, dem Beschauer zugewendeten Seite der Rinde, das andere in der unteren, abgewendeten etwa wie der Chlorophyllkörper einer *Spirochira*. Und da die Muskelfasern häufig, wenn sie nicht im Bündel einen runden oder durch Druck polygonalen Querschnitt haben, abgeplattet sind, so scheinen die beiden Streifensysteme leicht in einer Ebene zu liegen. Fol ging so weit, mit der Schrägstreifung zugleich alle Querstreifung in der Molluskenmusculatur zu leugnen, er glaubte sie auf besonders starke Spiraldrehung der Rinde zurückführen zu können. Doch musste er seine Anschauung sehr bald modificiren (224, S. 1178), denn R. Blanchard (210) wies bei *Pecten* und *Haliotis* unzweifelhaft Querstreifung nach. Auch hätte Margó's schon früher angewandte Methode genügen können (235), da er im polarisirten Licht die Trennung in isotrope und anisotrope Substanz gezeigt hatte. Die anisotrope bildet kleine, theoretisch nach Brücke's Vorgang aus Disdiaklasten zusammengesetzte Körnchen oder Sarcous elements, welche durch eine mehr oder weniger regelmässige Gruppirung Längs- und Querstreifung in verschiedener Klarheit erzeugen.

Digitized by Google

Demnach steht die Sache bei den Vorderkiemern jetzt so:

Die Rinde hat ein längsstreifiges Aussehen und lässt sich durch verschiedene Macerationsmittel in Fibrillen zerlegen. Diese Fibrillen sind in Bezug auf ihre Feinheit ausserordentlich wechselnd. Gelegentlich werden sie so zart und dünn, dass die Isolirung kaum mehr gelingt. Sie scheinen häufig aus Körnchen zusammengesetzt oder enthalten Körnchen eingelagert in dichten Abständen, oder sie sind in isotrope und anisotrope Abschnitte in regelmässigem Wechsel zerlegt, so dass alle möglichen Uebergänge von der glatten zur quergestreiften Musculatur vorkommen.

Im Einzelnen finden sich viele Verschiedenheiten in Bezug auf die Vertheilung und Ausbildung der einzelnen Fasertheile. Wackwitz behauptet eine überraschende und unerwartete Vielseitigkeit oft an den verschiedenen Organen eines und desselben Thieres. Doch stehen wir hier erst am Anfang des Wissens. Ich muss mich eben auf die Angaben des Autors beschränken, die er über die Heteropoden macht (235).

3) Die verschiedenen Muskelfasern der Heteropoden (XXIII, 1).

Der Hautmuskelschlauch.

Die Fasern der Rumpfmusculatur von *Carinaria* stimmen im Allgemeinen im Bau mit denen in der Flosse überein, nur ist die Zusammenfassung zu Bündeln eine verschiedene. Die Bündel der Flosse haben einen kreisrunden oder ovalen Querschnitt, während die des Leibes dünne Bänder bilden; dem entspricht der Querschnitt der einzelnen Fasern. Der Kern liegt an der dicksten Stelle, so zwar, dass sich die Spindel beiderseits zunächst schnell, nachher langsamer verjüngt, also in einer knotenartigen Anschwellung. Die contractile Rinde macht einen ziemlich geringen Antheil aus, in der Mitte der Faser wird sie jedenfalls von der Marksubstanz an Masse übertroffen. Sie zerfällt in Fibrillen, die in der Längsrichtung neben einander liegen. Diese sind nicht spiralig gedreht und bilden eine einzige Schicht. Je nach der engeren oder weiteren Lagerung haben die Fibrillen einen runden und polygonalen Querschnitt. Kalide's Angabe (1420), dass die Fasern der Ringmuskelschicht von *Carinaria* acht- bis zwölfmal so breit seien als die der diagonalen Lagen, weist Wackwitz zurück, er lässt gar keinen Unterschied gelten.

In der Flosse haben die Fasern der inneren spärlichen Bündel, welche unter den beiden Hauptschichten in verschiedener Richtung verlaufen (s. o.), einen besonderen Bau. Die Bündel haben kreisrunden Querschnitt; ihre Fasern zeichnen sich durch Beschränkung der Axensubstanz auf eine ganz geringe Masse aus, während die contractile Rinde bei weitem überwiegt. Der Kern liegt an normaler Stelle, aber in wenig Plasma, das nach den Enden bald verschwindet, so dass auch der Länge nach ein grosser Theil der Faser nur aus Rindensubstanz gebildet wird. Diese zerfällt nun in ganz ausserordentlich feine Fibrillen, viel feiner

Digitized by Google

als bei der vorigen Art und selbstverständlich nicht in eine einzige Lage geordnet. Ein Faserschnitt gegen die Enden hin zeigt sich aus einer Anzahl von Punkten zusammengesetzt. Auffallend bleibt es, dass zwischen den Fasern von der zweiten Sorte auch solche von der ersten in demselben Bündel auftreten, ohne dass sich eine verschiedene Aufgabe erkennen liess.

Pterotrachea mutica giebt im Hautmuskelschlauch im Ganzen dieselben Bilder, doch sind die Fasern etwas schlanker, es fehlt die mittlere Anschwellung um den Kern, das Plasma der Marksubstanz ist feinkörniger. Die Fibrillen bilden dieselbe einfache Rindenschicht von verschiedener Dichtigkeit und Feinheit. Dadurch, dass sich die Körnchen der Marksubstanz dicht an die Fibrillen herandrängen, wird leicht der Eindruck erweckt, als wären diese quergestreift. Doch beruht er auf Täuschung.

Anders wird die Sache zum grossen Theil bei *Atlanta* mit der stärkeren Anforderung an die Musculatur des Fusses und entsprechender Complication (s. o.). Hier sind die Fasern viel reicher an grobkörniger Axensubstanz, die den weiten Innenraum ordentlich vollpfropft, also ohne Vacuolen und nicht in einzelnen Strängen. Die Rinde besteht wieder aus einer einzigen Lage von Fibrillen, die, ziemlich derb, sich so drängen, dass der Mantel aus einer continuirlichen Substanz zu bestehen scheint. Besonders wichtig ist, dass diese Fibrillen wirklich quergestreift und abwechselnd aus isotroper und anisotroper Substanz zusammengesetzt sind; wahrscheinlich gilt das für alle, wenn es auch nicht überall gleich deutlich ist.

Zwischen diesen Fasern von gesteigerter Leistungsfähigkeit finden sich wieder die anderen von dem zweiten Typus der *Carinaria*, d. h. mit sehr wenig Mark und sehr feinen und zahlreichen Fibrillen. Bei ihnen scheint die Querstreifung vollständig zu fehlen.

Darmmusculatur.

Wieder andere Typen zeigte die Darmmusculatur von *Carinaria*; die von *Pterotrachea* war für genauere Untersuchung zu schwach entwickelt. Die alte Angabe Leydig's, welcher die Fasern mit denen von *Paludina* auf eine Stufe stellt, fand gegenüber modernen Mitteln der Untersuchung keine Bestätigung.

Der Oesophagus hat eine innere Längs- und eine äussere Ringmusculatur. Die Längsfasern verlaufen indess nicht einfach gerade, sondern es sind Bogenfasern, deren Enden unmittelbar unter dem Epithel liegen, während die Mitte weiter davon absteht. Wenigstens ergiebt sich das aus den Schnitten, bei denen man unmittelbar unter dem Darmepithel nur dünne und kernlose Faserschnitte sieht, dickere und kernhaltige aber um so mehr, je weiter man sich von ihm entfernt. Ich würde ausserdem aus der Thatsache, dass die feinen Schnitte der Faserenden die dickeren an Zahl weit übertreffen, auf Verzweigung der Fasern schliessen (240, Taf. XX, Fig. 5).

Digitized by Google

Die Fasern sind langgestreckte Spindeln. Die contractile Rinde hat aussen noch einen Mantel einer anderen Substanz, die wahrscheinlich mit dem Mark übereinstimmt. Das innere Mark selbst ist nur in der Mitte der Fasern um den Kern stärker entwickelt und nimmt nach den Enden zu bald ab. Die Rinde besteht, wie bei der zweiten Sorte des Hautmuskelschlauches, aus sehr feinen und vielen gerade gestreckten Fibrillen; sie ist rings geschlossen, ausser in der Nähe des Kernes, wo die Fibrillenbündel nach einer Seite aus einander weichen und neben, nicht um den Kern vorüberziehen; der Querschnitt der contractilen Rinde ist also gegen die Enden hin kreisförmig, weiter nach der Mitte zu ringförmig, am Kern halbmondförmig, so dass am Kern die Marksubstanz mit dem Aussenmantel zusammenhängt.

Am Magen kommt zu den beiden Schichten noch eine äussere Längsmuskelschicht. Alle drei Lagen haben neue Elemente. Die Fasern der Ringmuskelschicht zeigen noch die grösste Aehnlichkeit mit denen des Oesophagus, in Bezug auf den Kern und die Feinheit der Fibrillen; doch ist die Rinde schwächer und es fehlt der protoplasmatische Aussenmantel.

Die äussere Längsmuskelschicht, die am übrigen Darme fehlt, baut sich aus kurzen Spindelfasern auf, die im Ganzen nur etwa fünfmal so lang sind als ihr Kern. Die Mitte wird nur vom Kern gebildet, und dieser entbehrt des Nucleolus. Nach beiden Seiten schliesst sich wenig Mark an, das bald verschwindet, darum eine contractile Rinde mit Andeutung feiner Fibrillen. Querschnitte ergeben also am Faserende einen Kreis von Rinde, weiterhin einen Ring, die grössten in der Mitte bestehen bloss aus dem Kern.

In der inneren Längsmuskelschicht haben wir wieder kräftigere Fasern von neuer Gruppirung der feinen Fibrillen. In der Nähe des Kernes fehlen sie entweder vollständig, oder sie ziehen in einzelnen relativ derben Strängen einseitig vorbei, so dass deren Querschnitt erscheint wie ein ganzer Faserquerschnitt der vorigen Form. Weiter nach den Enden zu lösen sich die Bündel in ihre Fibrillen auf und diese durchflechten sich gegenseitig, vorwiegend allerdings die Längsrichtung einhaltend.

Am übrigen Darm haben wir die beiden Schichten wie am Oesophagus, ihre Elemente gleichen am meisten denen der Ringmuskellage am Magen. Die inneren Längsfasern haben etwas weniger contractile und etwas mehr Marksubstanz als die äusseren Ringfasern; das Mark ist im Querschnitt unregelmässig begrenzt.

4) Haemoglobin in der Musculatur.

Es wurde erwähnt, dass die Pharynxmusculatur besonders kräftig ist und vielfach quergestreifte Fasern aufweist. Auf den ersten Blick verräth sich die erhöhte Leistungsfähigkeit durch die rothe Farbe. Ray Lankester hat durch spektroskopische Untersuchung (234) für ver-

Digitized by Google

schiedene Mollusken, darunter *Paludina vivipara,* gezeigt, dass die Ursache der Färbuug auf einem Gehalt an Haemoglobin beruht. Es fehlt dem Blute. Wir haben also einen Stoff, der ähnlich, wie das Glycogen, erhöhter Kraftleistung dient. Doch sind mir Beobachtungen, ob der Muskel durch Oxydation und Desoxydation heller oder dunkler roth wird, nicht bekannt.

Weitere Einzelheiten über Verzweigung, Querstreifung der Fasern u. dergl. s. bei den verschiedenen Organen. Hier bemerke ich nur, dass in der Sohle ähnliche bogenförmige Längsmuskelfasern vorkommen dürften, wie am Oesophagus, nach dem Muster der Stylommatophoren. Dass sie aber bei der Locomotion sich dehnen, also extensil sind, statt contractil, hat sich bei den Prosobranchien bisher nur nach Analogie erschliessen lassen.

b. Das Bindegewebe.

Die Bindegewebselemente treten unter sehr verschiedener Form auf, je nach der Lebensweise der Thiere und nach dem Organ, aus dem sie stammen. Aehnlich, wie Brock bei Opisthobranchien und Pulmonaten, unterscheidet Bernard (1346) drei Sorten von Bindegewebszellen:

plasmatische Zellen, mit mehr oder weniger Zwischensubstanz,
multipolare Zellen und
verzweigte Faserzellen.

Manchfacher Wechsel der Zwischensubstanzen, die bald mehr gallertig, bald mehr fibrillär, bald in Membranen auftreten, so wie der verschieden starke Abschluss durch Zellenmembranen, bedingt einen sehr verschiedenen Habitus der Combinationen. Man kann vielleicht die folgenden Formen unterscheiden.

Leydig'sche, Langer'sche Zellen.

Die abgeschlossenste Form, wohl am wenigsten mehr activ, ist eine Zelle mit mehr oder weniger derber Membran und wenig Protoplasma um den Kern; diese Leydig'schen Zellen, Langer'schen Blasen haben Aehnlichkeit mit Chordazellen oder auch mit denen der Pflanzen. Sie bilden ein weit verbreitetes Füllmaterial, im Mantel, Fuss, um die Gefässe etc. Fraglich bleibt's, ob von solchen Zellen aus sich Uebergänge zu Schleimdrüsen finden. Bernard reiht diese Zellformen den plasmatischen Zellen an.

Das Gallertgewebe der Heteropoden.

Die abweichendste Beschaffenheit zeigt wohl das Gallertgewebe der Heteropoden, das deren Körpervolumen, bezw. Integument übermässig schwellt im Verhältniss zur Grösse der einzelnen Organe, bis es bei den nackten Pterotracheen das Maximum erreicht. Hier haben wir sternförmige, membranlose Zellen, die mit ihren feinsten Ausläufern anastomosiren. Diese Sternzellen scheinen mit dem Alter des Thieres

Digitized by Google

nicht an Zahl zuzunehmen, vielmehr werden sie durch die immer zunehmende, von ihnen ausgeschiedene völlig wasserklare Gallerte, in der sie liegen und von der sie sich kaum trennen und herauspräpariren lassen, immer weiter aus einander getrieben, unter Verlängerung der feinen Anastomosen. So wird der Hergang von Gegenbaur dargestellt und

Fig. 70.

Sternzelle und varicöses Netz aus der Bauchflosse von *Pterotrachea* (nach Paneth).

von Paneth bestätigt. Boll, der sich zugleich auf Leuckart stützt, unterscheidet drei verschiedene Zellelemente in der Gallerte (212). In der Grundsubstanz, deren Brechungsexponent sich kaum von dem des Wassers unterscheidet, liegen:

a. Zellen mit einem verhältnissmässig kleinen Zellkörper und einer förmlich buschartigen, nach allen Seiten fast gleichmässig ausstrahlenden, sehr feinen Verästelung, durch welche die Zelle mit den Nachbarn zusammenhängt. Das Protoplasma ist ziemlich grobkörnig.

b. Einzelne Kerne mit wenig Protoplasma, das allmählich in die Grundsubstanz übergeht.

c. Zellen mit einem oder zwei Kernen und vielem Protoplasma, immer kuglig abgeschlossen, mit verschieden starker Membran, bisweilen mit einem starren Fortsatz, der die Membran durchbohrt.

An der ersten Form lassen sich langsame amöboide Bewegungen beobachten.

Digitized by Google

Das Gewebe füllt die Flosse vollkommen aus, ohne einen Spaltraum zu lassen. Die Blutzellen bewegen sich durch die gleichmässige Gallerte.

Ausser dem Gallertgewebe kommt überhaupt nur wenig anderes Bindegewebe im Heteropodenkörper vor, um die Gefässe etc.

Die Hauthöcker von *Carinaria*.

Die kugligen Zellen c nehmen einen besonderen Raum ein in den stecknadelknopfgrossen, hellen, weisslichen, opalisirenden Höckern von knorpeliger Consistenz, mit denen die Haut von *Carinaria* übersät ist. Während an der Basis die gewöhnlichen Sternzellen vorwiegen, nehmen die kugligen Zellen gegen die Mitte des Höckers an Grösse zu; es theilen sich die Kerne, sie zerfallen in zwei bis mehrere Zellen, welche durch Scheidewände getrennt werden; es bildet sich endlich eine concentrische Schichtung um die einzelnen, eine ganze Brut von Tochterzellen enthaltenden Mutterzellen heraus. Je weiter man aber nach aussen kommt, desto mehr verschwimmen die Ringe und sind endlich von der homogenen Grundsubstanz nicht mehr zu unterscheiden. Die Uebereinstimmung mit Knorpel würde vollkommen sein, wenn nicht noch Sternzellen dazwischen lägen. Man kann wohl von Chondroidgewebe reden.

Den Zungenknorpel s. unter „Verdauungswerkzeuge".

Sternzellen. Schwellgewebe.

An die Gallertzellen kann man die Sternzellen ohne die Gallerte anreihen, wie sie z. B. im Mantel, in den Osphradien und Kiemen sehr verbreitet sind. Sie bilden dasselbe Netz mit den Anastomosen, bei verschiedener Dichte der Zellen. Die Membran ist derber.

Wenn sich ein regelrechtes Fasernetz herausbildet, ohne Einlagerung anderer Elemente in die Zwischenräume, dann entsteht Schwellgewebe, allerdings ohne Musculatur. Solche charakteristischen Schwellgewebspolster liegen namentlich auf den Seiten des Fusses zwischen Musculatur und Epithel wenig über der Sohle, vielleicht bei fast allen Bodenformen (im Gegensatz zu den Heteropoden), namentlich schön und stark bei niederen, zumal Patelliden, wie es Gibson und Haller beschrieben haben. Die vorwiegende Richtung der Züge geht senkrecht zum Epithel, nach der Musculatur zu, mit partieller Ausbildung kräftiger Membranen und Stränge.

Pigment- und Kalkzellen.

Zwischen diesen Extremen bewegen sich die verschiedenen Abstufungen der Verzweigung, wie man sie etwa bei den Pigmentzellen antrifft. Es wurde oben bemerkt, dass die Zeichnung bald auf gefärbten Epithelien beruht, bald auf subepithelialen Pigmentzellen, wie es Leydig z. B. für Paludina angiebt. Diese Pigmente können sehr verschieden sein, bei *Melania* fand ich sie sehr farbenreich, von *Cyclostoma* beschreibt sie Garnault als braun, gelb oder schwarz. Das braune steckt in

Digitized by Google

geschlossenen, rundlichen Zellen, die also derb erscheinen, die gelben sowohl wie die schwarzen Körnchen dagegen füllen verzweigte Zellen an, wobei es wiederum einen Unterschied macht, ob der Farbstoff den Zellkörper mit seinen Ausladungen schmückt, oder ob sich's um eine Sternzelle handelt mit feinen Strahlen, wobei das Pigment sich auf den Körper um den *Nucleus* beschränkt. Fälle, dass die Pigmentzelle mit einem Fortsatz zwischen das Epithel eindränge oder als Farbdrüse sich gar nach aussen öffnete, sind mir von Prosobranchien nicht bekannt geworden. Daher muss auch die Frage nach dem Vorkommen von Chloragogenzellen unentschieden bleiben.

Wie Pigment, so kommt auch Kalk in Bindegewebszellen vor, doch weniger, wie es scheint, in Anhäufungen feiner Körnchen, also vielmehr in derben Kugeln, wie wenigstens an manchen Abbildungen zu sehen ist.

Mehrkernige Bindegewebszellen. Plasmodien. Nahrungsleitung.

Dass mehrere Kerne in einer Bindegewebszelle gelegentlich vorkommen, wurde bereits erwähnt. In dem Gewebe, das den Darm von Concholepas und den Fusiden umgiebt, kommen aber nach Haller (1410, I) vielkernige Zellen vor. Wie Uebergangsbilder beweisen, beruht die Erscheinung auf Verschmelzung zu Plasmodien. Es handelt sich um ein Netzwerk reich verästelteter Zellen, die mit ihren Ausläufern anastomosiren. In den Ausläufern liessen sich Tröpfchen von einer Flüssigkeit erkennen, die sich schwach mit Karmin färbte. Haller meint, dass hier Nahrungstheilchen theils weiter geleitet, theils aufgespeichert werden. Man sollte wohl von Emulsionen reden.

Bindegewebsmembranen.

Meist ist die Bindegewebszelle nicht sonderlich reich an Protoplasma. Es reducirt sich oft so, dass nur noch der kleine Kern sichtbar bleibt, der dann als Bindegewebskörperchen hervortritt.

Bei Faserzügen lässt sich meist nicht feststellen, ob die Fasern Theile, Ausläufer und Fortsätze von Zellen sind, oder Abscheidungsproduct. Dasselbe gilt von flächenhaften Vorkommnissen. Am allgemeinsten verbreitet ist wohl die Basalmembran des Epithels. Sie scheint aber oft so dünn zu sein, dass sie der Beobachtung sich entzieht. Schiemenz wies sie durch Injection nach (s. o.). Gelegentlich wird sie dicker, und man erkennt in ihr Faserzüge und Zellreste, oder man sieht Nerven in ihr verlaufen, so in den Stützlamellen der Osphradien und Kiemen. Hier werden die stärkeren Stützmembranen als Absonderungen betrachtet.

Intercellularsubstanzen.

Intercellularsubstanzen kommen sehr verschieden vor, die auf Bindegewebszellen zurückgeführt werden müssen, zunächst die eben

Digitized by Google

erwähnten Lamellen, die in den Kiemen oft eine knorpelartige Consistenz annehmen, in vielen Schichten unter dem Epithel liegen und von einer Lage darunter liegender, epithelartig geordneter Bindegewebszellen successiv abgeschieden werden, sodann die Zwischensubstanz des Radulaknorpels, die sich freilich oft auf besonders derbe Zellmembranen beschränkt, — ferner die Gallerte der Heteropoden.

Die chemische Untersuchung, die Hammerschlag auf Paneth's Veranlassung machte, ergab für die Vergleichung mit bekannten Substanzen fast nur negative Resultate. Es zeigte sich keine Neigung der extrahirten Flüssigkeit, in der Kälte zu gelatiniren, es liess sich kein Leim darstellen; aus den Fasern, welche nach Behandlung mit Kalilauge hervortraten und in ihrem Aussehen den elastischen Fasern der Säuger glichen, liess sich kein Hemielastin gewinnen.

Endothelien.

Flächenhafte Anordnung nehmen die Bindegewebszellen an in den Endothelien, sowohl in den Gefässen wie in der Leibeshöhle, bei der es noch zweifelhaft bleibt, ob man sie unter Umständen mit Haller als ächtes Coelom betrachten kann. Hierher gehört auch die erwähnte Zellschicht aus den Kiemen.

Uebergangsformen.

Uebergänge zu anderen Geweben werden erwähnt. So sollen Bindegewebsfasern gelegentlich elastischen Fasern gleichen (1400). Fraglich bleibt's, ob Reste von Contractilität vorkommen als Uebergang zur Musculatur.

Weitere Einzelheiten bei den einzelnen Organen.

Fehlen des Fettgewebes.

Schon Leydig betont in der Arbeit über *Paludina*, dass Fett nur in der Leber sich findet. In der That sind nirgends unter den Bindegewebselementen Fettzellen nachzuweisen, oder doch nur bei Pulmonaten vereinzelte Fetttröpfchen. Man muss wohl annehmen, dass an Stelle des Fettes in physiologischer Beziehung der Schleim tritt, wenigstens in gewisser Hinsicht, so dass Nahrungsüberschüsse als Schleim oder doch als irgend eine schleimgebende, mucinogene Substanz aufgespeichert werden. Es fehlen aber, soweit ich sehe, alle chemischen Grundlagen für die Beurtheilung einer solchen Vertretung. Oder hängt Fett erst als Kraftspeicher mit der quergestreiften Musculatur der Arthropoden und Vertebraten zusammen? und dadurch mit der Anpassung an das völlige Landleben und mit den Kohlehydraten, welche erst die Landpflanzen in reicherem Maasse zur Verfügung stellen?

Neuerdings liegt eine Arbeit vor, welche dieser Frage wenigstens im Allgemeinen näher getreten ist (Balland. Sur la composition des poissoris, des crustacés et des mollusques. Compt. rend. Paris CXXVI.

Digitized by Google

1898. p. 1728—1731). Es sei nur darauf hingewiesen, dass der Stickstoffgehalt der Weichthiere etwas hinter dem der Fische zurückbleibt, dass aber der Fettgehalt ausserordentlich geringer ist. Er übersteigt bei *Littorina* kaum 8% der Trockensubstanz, während er bei Fischen — *Anguilla* — bis zu fast 64% anschwillt. Da nun die Molluskenleber Fett enthält, so ergiebt sich von selbst die grosse Armuth des Bindegewebes an diesem Kraftspeicher.

Vorkommen von Glycogen.

Bei verschiedenen Schnecken und Muscheln, unter denen sich allerdings keine Vorderkiemer befinden, hat Blundstone (211) in Blasenzellen Glycogen nachgewiesen. Morphologisch will er's mit der Herleitung der Leibeshöhle vom Entoderm, mit der Coelomtheorie also zusammenbringen, physiologisch mit der Wasseraufnahme in's Blut. Durch Platzen der Glycogenzellen soll die Blutverdünnung verhindert werden, eine Ansicht, die nicht mehr recht stichhaltig ist, da es zum mindesten fraglich erscheint, ob die Wasseraufnahme grösser ist, als bei anderen Thierklassen (s. o.).

Entstehung.

Neuerdings hat J. Chatin das Bindegewebe im Mantel von *Paludina* studirt und dabei alle verschiedenen Formen von einer einzigen Zelle abgeleitet. (Évolution et structure des éléments conjonctifs chez la Paludine. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 126. 1898. p. 659—662.).

Bei jugendlichen Thieren ist der Kern im Verhältniss sehr gross (Karyomegalie), das Plasma bildet eine geringe homogene Zone darum. Entsprechend der hohen Activität des Mantels häufen sich solche Zellen oft in grossen Massen, sie erscheinen wie freie Kerne, mehrkernige Plasmodien u. dergl. Aus ihnen entwickelt sich der ganze Reichthum. In erster Linie entstehen die Blasenzellen in histologischer Abstufung, von gewöhnlichen Blasen verschieden, als Leydig'sche Zellen, Langer'sche Blasen, plasmatische Zellen. Die verzweigte Sternform ist häufig; diese Zellen finden sich auch in Bewegung, z. B. um einem Parasiten zu begegnen. Sie ist sehr selten bei Zellen in Theilung.

Sehr wechselnd ist der Umfang der einzelnen Elemente. Anfangs messen sie durchschnittlich 6 μ. Nachher schwanken sie zwischen 10 μ und 50 μ. Diese Zunahme kommt hauptsächlich auf Rechnung des Protoplasmas, es bilden sich Vacuolen, die oft das Plasma nach Art eines Primordialschlauches an die Peripherie drängen (Leydig'sche, Langer'sche Zellen), oder es bleibt reticulär. Der Kern wächst nicht entsprechend mit, seine Membran wird indess deutlicher, chromatische und achromatische Elemente differenziren sich.

Digitized by Google

IV. Die Sinneswerkzeuge.

Bei den Prosobranchien kann zum ersten Male mit einiger Bestimmtheit von fünf Sinnen gesprochen werden, wiewohl eine schärfere Abgrenzung bisher nur bei zweien möglich ist, bei Auge und Ohr. Von den übrigen scheint am meisten umstritten das Geschmacksorgan, wiewohl sein Sitz im Mundeingang selbstverständlich erscheinen möchte. Nicht weniger ungewiss ist die Localisirung des Geruchswerkzeuges, wenn wir auch von den Ansichten mancher moderner Physiologen, wonach im Wasser zwischen Geruch und Geschmack kaum ein scharfer Unterschied zu machen sei, ganz absehen. Das Osphradium scheint lediglich zur Prüfung des Athemwassers da zu sein, nach seiner Lage an dessen Eingangspforte; dabei aber bleibt es fraglich, inwieweit allein die differenzirte nervöse Leiste diese Prüfung übernimmt oder andere Neuroepithelien der Athemhöhle sich betheiligen. Auf der anderen Seite scheint ein besonderes, man könnte sagen, äusseres Geruchswerkzeug sich herauszubilden auf dem Lande, zum mindesten im Fühlerknopfe von *Cyclostoma*. Dabei bleibt es aber wieder zweifelhaft, ob die Fühler der aquatilen Formen bereits functionelle Keime dieser speciellen Wahrnehmung enthalten oder ob sie lediglich Tastorgane sind. Für *Valvata* folgert Bernard die Verquickung des Gefühls mit dem Geruch aus der histologischen Uebereinstimmung des Sinnesepithels am Fühler und am Osphradium. Von Temperatursinneswerkzeugen kann bisher noch gar nicht gesprochen werden. Ebenso muss es völlig dahingestellt bleiben, was verschiedene Leisten von Neuroepithelien in der Nähe des Mantels leisten, ob sie nur Verfeinerungen des allgemein in der Haut verbreiteten Gefühls sind, oder ob sie der Perception bestimmter Reizqualitäten dienen.

Die Feststellung besonderer Hautsinneswerkzeuge erfolgt auf doppeltem Wege, der eine ist physiologisch und gründet sich entweder auf die einfache Beobachtung des lebenden Thieres, oder auf zweckentsprechend angestellte Experimente oder auf beides, der andere ist anatomisch und weist das Vorhandensein localisirter Neuroepithelien nach, mag er sich auf Reichthum von Nervenenden, oder von subepithelialen Nerven, oder Ganglien stützen. Beide Methoden sind gerade bei den Prosobranchien wenig durchgebildet, am meisten noch die zweite, welche aber für die Function des Organs naturgemäss gar nichts aussagt.

Aber selbst in Bezug auf die zweite Methode, die anatomisch-histologische, muss constatirt werden, dass sie die Vorderkiemer in den letzten Jahren mit ihren Fortschritten auf dem Gebiete der Neurologie ziemlich stiefmütterlich behandelt hat. Man hat sich meist auf den Nachweis der vor einem Vierteljahrhundert von Flemming demonstrirten Sinneszellen im Epithel beschränkt, ohne dass etwa die Golgi'sche oder Ehrlich'sche Methode oder die verfeinerten Färbungen Apáthy's u. a. sich mit dem Verlauf der feinsten Nervenfibrillen in den Zellen, mit freien Nervenendigungen u. dergl. befasst hätten. Dagegen hat die

Digitized by Google

Feststellung der localisirten Neuroepithelien erfreuliche Fortschritte gemacht, wie z. T. schon unter I ausgeführt wurde.

a. Die Hautsinneswerkzeuge.

Sensible Nervenendigungen finden sich vermuthlich an allen Theilen der Haut, mit Ausnahme der Deckelfacette und des Mantels, soweit er von der Schale bedeckt wird, d. h. der Umhüllung des Intestinalsackes. Ueber die durchschnittliche Dichte in den verschiedenen Gegenden fehlen dagegen Untersuchungen, soweit nicht besondere Localisationen in Frage kommen. Betreffs dieser aber ist es merkwürdig genug, dass die niederen Rhipidoglossen bei weitem mehr aufweisen, als die höheren Formen; die Docoglossen dürften in dieser Hinsicht etwa in der Mitte stehen.

1) Die Sinneszelle.

Die Grundform der Nervenendigung ist eine durchweg schlanke Zelle, die unten mit einer oder mit mehreren Nervenfasern zusammenhängt, sie hat die Höhe des umgebenden Epithels, in dem sie steckt und dessen gewöhnliche Zellen als Stützzellen bezeichnet werden können. Bisweilen hat sie die Form einer gewöhnlichen Epithelzelle, ist also cylindrisch, meist dagegen ist sie arm an Protoplasma und spindelförmig, so dass die Anschwellung den mässig grossen Nucleus umschliesst, manchmal ohne dass man überhaupt noch eine plasmatische Zone um ihn erkennen könnte. Das distale Ende ragt meist mit einem Sinneshaar über die Oberfläche, bez. die Cuticula hinaus, seltener bleibt es, zu einem Endknöpfchen angeschwollen, unterhalb der Cuticula; in anderen Fällen erheben sich statt des einen Sinneshaares eine Anzahl Sinnesborsten, welche fächerartig auseinanderstrahlen und den Namen „Pinselzelle“ veranlasst haben. Wenn mehrere Nervenfibrillen, nach dem Tode oft varicös angeschwollen, herantreten, pflegt das basale Ende die Breite einer gewöhnlichen Epithelzelle zu haben, sei es, dass der Zellkörper bis zur Höhe des Kernes dann gleich breit bleibt, sei es, dass er vorher sich noch einmal faserartig einschnürt. Nach Flemming lässt sich die Endborste immer in mehrere Haare zertheilen.

Polygonale oder sternartige Sinneszellen, die Edinger in der Haut von Heteropoden beschrieb, werden von Paneth zurückgewiesen.

Weitere Einzelheiten über Form und Vertheilung s. u.

Eine andere Controverse betrifft den Ursprung der Fibrillen, die zu der Sinneszelle gehen. Im Allgemeinen wird angegeben, dass sie von kleinen polygonalen Ganglienzellen kommen und dass diese intercellulär in der basalen Hälfte des Epithels liegen. Anastomosen zwischen solchen Ganglienzellen kommen bestimmt vor, aber es ist in den meisten Fällen unentschieden, inwieweit diese Zellen mit ihren Fasern zu einem regelrechten Plexus zusammentreten. Ebenso unsicher ist es, ob eine Ganglienzelle mehrere Sinneszellen versorgen kann, und ob andererseits die Fibrille einer Sinneszelle den Zusammenhang mit anderen Nerven-

Digitized by Google

elementen erst weiter unterhalb des Epithels suchen kann, Dinge, die doch bei anderen Thiergruppen genug nachgewiesen sind.

Gelegentlich der Augenuntersuchung giebt Patten an, dass, allerdings zunächst bei Lamellibranchien, ein reiches intercellulares Netz von Nervenfibrillen frei in der Cuticula endet.

2) Localisirte Sinnesepithelien.

Es scheint, dass beinahe jede nach aussen hervorragende Stelle durch Häufung von Nerven und Sinneszellen zum Sinnesorgan werden kann, am Mantelrande, am Epipodium, an der Schnauze, am Fuss, von den eigentlichen Fühlern ganz abgesehen. Die Thatsache, dass sich unter Umständen verschiedene solche Theile morphologisch und physiologisch gegenseitig vertreten können, deutet darauf hin, dass die Specialisirung der Wahrnehmung nicht eben wesentlich an den verschiedenen Stellen differiren wird, wenigstens insofern die Thiere unter gleichmässigen Bedingungen im Wasser leben. So fand Schiemenz, dass bei *Natica* (183), wo der Fuss stark entwickelt und zu einem Tastorgan geworden ist, die Fühler sich in Rückbildung befinden. Sie sind kleiner, der eine kann fehlen, es können statt eines zwei vorhanden sein, kurz ihre morphologische Ausbildung steht nicht mehr unter der strengen Controle des functionellen Reizes, offenbar weil die Function auf einen anderen Körpertheil, den Fuss, übertragen wurde. Vorwiegend wird man die Leistung auf dem Gebiete des Gefühles im engeren Sinne, d. h. des Getastes, zu suchen haben.

Anders ist natürlich über niedrige Leisten, die kaum mit Fremdkörpern in unmittelbare Berührung kommen, und über die Gebilde in der Mantelhöhle zu urtheilen.

α. Die Fühler.

Die sehr wechselnde Form der Fühler ist oben besprochen (S. 133 und 134). So wahrscheinlich es ist, dass Abweichungen im Umriss, wie bei Solarium und den Pyramidellen, mit besonderen Differenzirungen des Sinnesepithels verknüpft sind, so wenig liegen dafür bisher histologische Anhaltspunkte vor. Bei Retraction legt sich die Oberfläche in Ringfalten. Schon Claparède lässt den Fühler von *Neritina* gleichmässig mit starken Sinnesborsten besetzt sein, so dass sie an der Spitze nicht dichter stehen als an jeder anderen Stelle.

Im Allgemeinen wird jeder Fühler von einem Cerebralnerven versorgt, der Seitenzweige abgiebt und sich nach der Spitze zu verjüngt. Bei der Buccinide *Halia* dagegen zeichnet Poirier (1467, Pl. III, Fig. 4) mehrere, etwa zwei bis vier Fühlernerven, je nachdem man unmittelbar am Hirn zählt oder in geringem Abstand von diesem (ausser den Augennerven). Man wird zu folgern haben, dass die abgeflacht dreieckigen Fühler, die mit ihrer Wurzel in der Mediane fast zusammenstossen, nicht den gewöhnlichen Fühlern homolog sind, sondern dass die mediale Stirn-

Digitized by Google

gegend in sie mit einbezogen ist, trotzdem sie sich bei Contraction in die üblichen Ringfalten legen.

Die Zottenfühler der Rhipidoglossen.

Flemming*) hat die Zottenfühler von *Trochus* und *Haliotis* auf ihren Sinnesapparat untersucht. Die Zotten sind so angeordnet, dass sie eine schmale Seite des Fühlers freilassen. Oben tragen sie Sinnesknospen, die man nur mit den Geschmacksknospen der Wirbelthiere vergleichen kann. Ein Bündel langer Haar- oder Pinselzellen wird von langgestreckten, oben verbreiterten Deckzellen mit basalen Kernen eingehüllt. Die Längsmuskeln des Fühlers bestehen aus gesonderten Bündeln.

Thiele analysirt die zottigen Fühler von Haliotis (196). Das Tentakel wird von strahlenförmig angeordneten Muskelfasern durchzogen, welche die Zöttchen zu verkürzen im Stande sind. Das Epithel an der Spitze derselben ist hoch und enthält zwischen den Stützzellen eine Anzahl von Sinneszellen und einige schlanke, langgestreckte Drüsenzellen.

Die Fühler der Docoglossen.

Harvey Gibson giebt eine ausführliche Schilderung der Tentakel von *Patella vulgata*, doch fand er keine Sinneszellen (1400). Das Epithel wird von einer gleichmässigen Cuticula begrenzt. Die Muskeln sind zahlreiche Querfasern, besonders in der distalen Hälfte, einzelne Schrägfasern und viele Längszüge, besonders stark an der ventralen Seite. Ringmuskeln fehlen. Körniges Pigment liegt unter der Epidermis, am meisten gehäuft unter der Spitze. In der Mitte ein Nerv oder mehrere, die namentlich die Muskeln versorgen. Das Ganze wird ausgefüllt von fibrillärem und homogenem Bindegewebe mit kernhaltigen Bindegewebskörperchen; manche Fasern scheinen elastisch zu sein.

Die Fühler von *Valvata*.

Nach Bernard**) (1343, II) gabelt sich der Tentakelnerv gleich beim Eintritt in den Fühler. Beide Aeste laufen getrennt, sich allmählich verjüngend, nach der Spitze. Im ganzen Verlaufe haben sie einen zerstreuten Belag von Ganglienzellen. Von Strecke zu Strecke treten Nerven zum Epithel quer herüber. Hier verlängern sich die cylindrischen Epithelzellen und nehmen als Stützzellen Sinneszellen zwischen sich auf. Man könnte von schwach umschriebenen Sinnesknospen reden. Ihre Aehnlichkeit mit denen des Osphradiums lässt auf Geruchswahrnehmung des Fühlers schliessen neben dem Getast, wie erwähnt. Unter dem Epithel Ringmuskeln, darunter Längsmuskeln in Bündeln; das Ganze ausgefüllt von fibrillärem Bindegewebe mit wenig Lacunen.

*) Vergl. 221 und Flemming: Ueber Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat. XXIII.

**) Leider ist diese Arbeit im Litteraturverzeichniss übersehen. F. Bernard: Recherches sur Valvata piscinalis. Bull. scientif. France et Belg. XXII. Paris 1890. Ich werde sie künftig als 1343, II citiren.

Digitized by Google

Ich füge hier ein, dass sich auch in den flachen lappenartigen Fühlern von *Narica* der Nerv sehr bald gabelt. Beide Aeste laufen parallel zur Spitze (1338).

Die Fühler von *Cyclostoma* (XXIII).

Durch Garnault haben wir wenigstens von einer Landform eine genauere Analyse (1394). Der kuglige Endknopf ist vom übrigen Cylinder scharf abgesetzt; der letztere hat auch im ausgestreckten Zustande normale Ringfurchen, zu denen bei Contraction unregelmässige secundäre hinzukommen. Versuche zeigen, dass der Knopf auf Geruchsreize, namentlich auf eine minimale, für uns nicht mehr wahrnehmbare Menge von Bergamottöl lebhaft reagirt. (Aetzende Gase, wie Ammoniak, wirken natürlich auch, können aber physiologisch nicht in Betracht kommen.) Die Geruchsreaction hört auf bei Amputation der Tentakelenden; der eine Fühler zeigt sie in verstärktem Maasse, wenn der andere entfernt wurde. Die Reaction ergiebt sich theils aus der Bewegungsrichtung der ganzen Schnecke, theils aus der des Fühlers. Während für gewöhnlich die Tentakel gerade nach vorn gestreckt werden und bei Berührung namentlich rauher Flächen sofort zurückzucken, führen sie bei Annäherung riechender Substanzen freie, drehende Bewegungen aus nach jeder Richtung des Raumes, je nach der Quelle. (Aetzende Gase verursachen sofort heftige Contraction der Tentakel und weitere Retraction des Thieres ins Haus, und hier wirkt auch ein Fühlerstumpf.) Es kann demnach als sicher gelten, dass das Tentakel sowohl fühlt als riecht und dass dem Endknopfe beide Functionen zukommen, dem Cylinder aber der Geruch fehlt.

Diese Verschiedenheiten finden in den Geweben ihren anatomischen Ausdruck.

Das Epithel des Cylinders. Die Cylinderfläche ist von einer dünnen Cuticula bedeckt, unter welcher drei Arten von Zellen stehen, gewöhnliche Epithelzellen, einzellige Drüsen (Becherzellen), auch hier die Furchen meidend, und gewöhnliche Sinneszellen, bei welch letzteren ein über die Oberfläche verlängertes Sinneshaar höchstens spurweise nachzuweisen war. Der Fühlerknopf erhält eine viel dickere homogene Cuticula, an der keine Spur senkrechter Durchbohrung entdeckt wurde. Die Becherzellen fehlen. Das Epithel ist viel höher, die einzelnen Zellen sind in der distalen Hälfte schlank conisch, in der proximalen stark verjüngt, fast faserartig. In der Mitte ungefähr, noch zum weiteren Theile gehörig, steckt der längliche Kern, der gleichfalls ein dickeres Ende nach aussen kehrt; er ist umgeben von bräunlichen, in Alkohol löslichen Pigmentkörnchen, welche der proximalen Hälfte der Zelle fehlen. Die Kerne liegen alle in gleicher Höhe. Zwischen den Epithelzellen stehen massenhafte Sinneszellen. Das sind fadenförmige Gebilde, die in der Regel zwei Anschwellungen haben, ein feines, stark lichtbrechendes Endknöpfchen, das unmittelbar an die Cuticula stösst, und eine spindelförmige Erweiterung, welche den Kern trägt. Sie liegt in verschiedener Höhe,

Digitized by Google

meist in der proximalen Hälfte. Auch diese Zellen können die braunen Pigmentkörnchen enthalten. Die Zelle geht meist unmerklich in die (varicöse) Nervenfaser über; wo zwei Fibrillen an das Basalende herantreten, hat diese meist noch eine kleine Erweiterung von dreieckigem Umriss, ohne besonderen Kern. Bisweilen tritt die zweite Fibrille auch in die Spindelerweiterung mit dem Kern ein etc. Nach der distalen Seite kommen Abweichungen vor, wo die Zelle nicht zwischen Endknöpfchen und proximaler Spindel sich faserartig verdünnt, sondern wo beide Verdickungen unvermittelt in einander übergehen. Gegen die Annahme, dass man die beiden Sinnesqualitäten, Geruch und Getast, auf die beiden Formen von Sinneszellen übertrage, spricht nach Garnault das Vorkommen aller Uebergangsstufen zwischen ihnen, wiewohl man vielleicht gerade in diesen eine allmähliche Herausbildung zweier morphologisch verschiedener Endzellen aus demselben Grundtypus herleiten könnte, entsprechend der gemeinsamen Wurzel der beiden Sinnesqualitäten.

Der Tentakelnerv verläuft so in der Fühleraxe, dass er an der Basis sich durch eine Anschwellung der Muskelwand hindurchdrängen muss, nachher aber bis zur Spitze in einer ziemlich weiten Blutlacune frei hinzieht. An der Basis schwillt er zu einem kleinen birnförmigen Ganglion an, im Endknopf aber zu einem grösseren ovalen. Aus dem Basalganglion treten einige Nerven zur Cylinderwand, ebenso gehen noch einige Aeste distal von den Hauptnerven nach der Peripherie. Diese bilden theils einen reichen Plexus unter dem Epithel, mit reichsten Verschmelzungen und Anschwellungen, theils versorgen sie die Musculatur. Das Endganglion im Endknopf hat einen mehrschichtigen Belag kleiner Ganglienzellen von gleicher Grösse. Von ihm strahlen etwa dreissig Nerven aus nach dem Epithel des Knopfes. Einzelne davon sind reine Nerven, aus Fasern gebildet und baldigst weiter verzweigt, die meisten haben einen einfachen Belag derselben kleinen Ganglienzellen wie das Hauptganglion oder schwellen erst wieder zu spindelförmigen Ganglien an mit mehrfachem Zellbelag. Von diesem complicirten Apparat wird das Sinnesepithel des Knopfes in allerreichstem Maasse versorgt.

Noch ist der Musculatur zu gedenken, welche die eigentliche Wandmasse des Fühlers bildet. Sie ist basal am stärksten und im Cylinder kaum verjüngt, im Knopf schwillt sie schnell ab. Sie wird von kleineren Lacunen manchfach durchsetzt, so dass das ganze Tentakel als ein erectiles Organ erscheint, welches stark geschwellt und retrahirt, so wie nach jeder Richtung gebeugt werden kann. — —

Die Fühler von *Janthina*.

Bei *Janthina* fand ich beide Aeste der gespaltenen Tentakel gleich gebaut (1163), im Inneren den Hohlraum mit Nerv und Blutgefässen, die Wand aus Epithel und Bindegewebe bestehend. Die Längsmuskelbündel verliefen noch freier durch den lacunären Innenraum als gewöhnlich, während in der Wand unter dem Epithel Ringmuskeln kaum angedeutet

Digitized by Google

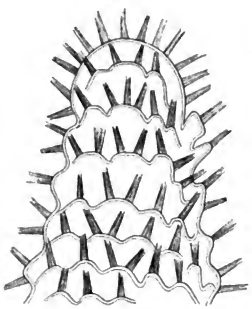
waren. Die Erection wird durch den Blutdruck geleistet werden, während die freien Längsmuskeln eine starke Retraction, sowie eine hochgradige Flexion nach allen Seiten im Gefolge haben, — also eine gesteigerte Beweglichkeit als Ersatz für den Verlust der Augen und die willkürliche Locomotion.

Die Fühlerspitze junger Schnecken schien lediglich aus spindelförmigen Sinneszelllen zu bestehen.

Die Fühler von *Carinaria*.

Wir verdanken Boll eine gute Beschreibung (212):

Fig. 71.



Fühlerspitze von *Carinaria*, frisch untersucht (nach Boll).

Carinaria, jedoch nicht *Pterotrachea*, besitzt zwei Tentakel. „Dieselben sind ausserordentlich retractil und werden von einem nicht sehr hohen mit einer Cuticula bedeckten Cylinderepithel überzogen. Die ganze Oberfläche derselben ist mit mehr oder weniger spitzen, selbst noch wieder hervorstreckbaren und wieder einzuziehenden Papillen bedeckt, aus deren Spitze stets ein Bündel steifer Borstenhaare hervorsieht. Der hohe Reichthum derselben zeichnet die Tentakel von *Carinaria* vor denen aller Gastropoden aus.“ Untersuchungen, ob sich's um Geschmacksknospen handelt, sind wünschenswerth.

β. Die übrigen Kopftheile.

Die Innervirung (s. u.) zeigt, dass alle, besonders die vorderen Theile des Kopfes nervenreich sind; die Beobachtung lehrt besondere Empfindlichkeit. Doch fehlt es am histologischen Nachweis, inwieweit distale Ausladungen des Rüssels, tasterartige Verlängerungen der Schnauze zu besonderen Sinneswerkzeugen umgestaltet sind. Von *Haliotis* giebt Thiele an (196), dass sich die Sinnesknospen der Seitenorgane (s. u.) auch auf der Falte zwischen den Fühlern und an den Seiten des Kopfes finden.

γ. Der Fuss.

Inwieweit die Sohle Gefühlsvermögen besitzt, ist nicht festgestellt. Auf den Seitentheilen kommen bei *Haliotis* die Sinnesknospen der Seitenorgane vor (196). Zweifellos aber ist der Vorderrand ein Tastorgan von hoher Leistungsfähigkeit. Dafür spricht der Nervenreichthum, unter Umständen mit besonderen vorderen Ganglien (s. u.).

Der gangliöse Nervenplexus, welchen Carrière (104) von der Randdrüse beschreibt, dient höchst wahrscheinlich nicht der Regelung der Abscheidungen, sondern dem Tastsinn.

Digitized by Google

Schiemenz schreibt dem Fusse von *Natica* ein besonders hohes Tastvermögen zu, bei Verkümmerung der hinter dem Propodium versteckten Tentakel (s. o.). Namentlich würde das Vorderende der Sohle sensibel sein, d. h. die Grenze zwischen Pro- und Mesopodium. Das ergiebt insofern eine Schwierigkeit, als hier eine räumliche Trennung eingetreten wäre zwischen dem vorderen Sohlenrande und der Randdrüse, die doch sonst zusammengehören. Wenigstens kommt man über eine solche Verschiebung nicht weg, wenn man, wie ich's versucht habe, die Wasserspalte am oberen Rande des Propodiums als eine erweiterte Randdrüse auffasst.

Von besonderer Innervirung vorderer und hinterer Sohlenzipfel ist wieder nichts bekannt.

Der Drüsenstreifen von *Helcion*.

Kürzlich beschrieb L. Boutan bei *Helcion* ein Organ, das ich nachträglich hier einschalte (L'organe glandulaire périphérique de l'Helcion pellucidum. Arch. de Zool. expés. et gén. 3 sér. V. 1897. p. 437—482. 1 pl.). Es hätte ebenso gut unter den Drüsen abgehandelt werden können, da es dem Drüsenstreifen anderer Docoglossen entspricht (s. o.). Eine drüsige Rinne läuft hufeisenförmig, bloss vorn unterbrochen, rings um den Fuss. Ihr oberer Rand trägt Tentakel, die von den Pedalsträngen aus innervirt werden. Die Drüse besteht aus sehr grossen, in die Musculatur eingesenkten Schleimzellen und aus Stützzellen. Die letzteren sind schlank, in der distalen Hälfte spindelförmig angeschwollen und mit je einer Cilie versehen. Man möchte vielmehr an Sinneszellen denken. Das Organ scheint ein Schutzwerkzeug zu sein, die Drüse eine Ekeldrüse. Wenigstens werden die entschalten Thiere, wenn man sie Fischen füttert, von diesen wieder ausgespieen.

δ. Das Epipodium.

Von epipodialen Sinneswerkzeugen liegen Beschreibungen vor von Haller (1406, 1411) und Thiele (196) für *Haliotis* und die Fissurelliden und Trochiden. Die einen sind tasterförmig und sicherlich für die Berührung mit der Aussenwelt bestimmt, die anderen sind umgekehrt der directen Berührung entzogen und dienen wohl chemischen Reizen, Geruch oder Geschmack, es sind die Sinnesknospen, welche Thiele als Seitenorgane ansieht und die, wie erwähnt, von ihm auch auf dem Kopfe und am Fusse von *Haliotis* beobachtet wurden. Wer weiter gehen will, kann an die Wahrnehmung von besonderen Wellen, Erschütterung und Druck denken, wie bei den Seitenorganen der Fische.

Die Epipodialtaster der Rhipidoglossen.

Die Epipodialtaster, auf der Krause von *Haliotis tuberculata* als zahlreiche grüne Fühler zwischen braunen Fortsätzen von unregelmässiger Form stehend, sind wie die Kopftentakel gebaut (s. o.), mit denen sie

Digitized by Google

Thiele genetisch auf eine Stufe stellt. Das Gleiche giebt Flemming für *Trochus* an, wobei er an Geschmacksorgane denkt.

Bei *Fissurella* sind nach Haller die farblosen Epipodialtaster mit Epithel-, Becher- und Sinneszellen besetzt, welche letztere sich nach oben zu häufen. Die pigmentirten Taster von Trochiden sind besonders beweglich und dehnbar.

Die Seitenorgane.

Diese Sinneshügel oder Sinnesknospen liegen bei Fissurelliden und Trochiden an der Basis der Epipodialtaster auf der ventralen Seite, bei letzteren auf besonderen Wülsten. Bei *Haliotis* ist die Lage dieselbe, beschränkt sich aber lediglich auf die unterste Tasterreihe. Sie werden von den Tastern beschützt, da diese ihre Spitzen nach unten krümmen können. Im Schnitt fallen die Sinnesknospen sofort auf durch ihr hohes Epithel, bis zu 40 μ. Bei *Fissurella* liegen die Kerne in zwei Zonen, von denen die untere den Stütz-, die obere den Sinneszellen angehört. Die Sinneszellen tragen kurze Endspitzen. Bei *Haliotis* liegen die unteren ovalen Kerne in mehreren Schichten übereinander, die äusseren, mehr gestreckten in einer Reihe unter der Oberfläche. Die distalen Zellenden enthalten über dem Kerne ein bräunliches Pigment. Die Sinneshügel von *Fissurella* werden nach Haller von einem indifferenten, grossen Saumepithel umschlossen, auf der unteren Seite drei Zellen stark, oben viel mehr. Die Sinnesknospen können durch einen eigenen Muskelapparat retrahirt und vorgewölbt werden. Die retrahirenden Fasern laufen den einzelnen Epithelzellen parallel und setzen sich mit verzweigten Enden an der Basalmembran an; die Vorwölbung geschieht durch tangentiale Fasern, parallel zur äusseren Haut; bei starker Contraction erscheinen die Sinnesknospen als vorspringende Falte, im gegentheiligen Fall sind sie flach schüsselförmig. Die Muskeln scheinen feinste Nervenzweige aus demselben Plexus, der die Sinneshügel versorgt, zu erhalten. Wahrscheinlich werden die Muskeln reflectorisch in Thätigkeit versetzt, sobald ein Reiz das Sinnesepithel trifft.

ε. Die Hautsinnesorgane der Heteropoden.

Ich schliesse diese Dinge hier an, obgleich sie an ganz verschiedenen Körperstellen liegen, deshalb, weil zwischen den einzelnen ein allmählicher Uebergang zu bestehen scheint, die entwickeltsten aber so gestellt sind, dass man sie mit Seitenorganen von Anneliden und Fischen wohl homologisiren könnte.

Edinger (1510) beschrieb bei *Pterotrachea* besondere polygonale Nervenendzellen, welche Paneth dagegen (237) für Sternzellen des Bindegewebes erklärt. Am Flossenrande sah dieser auf dem Epithel, zwischen den zarten Wimpern und nach der Zeichnung viel kürzer als diese, Sinneshaare, und zwar stets zwei nebeneinander; darunter verzweigt sich

Digitized by Google

ein Nerv, dessen Fasern unmittelbar in's Epithel treten. Bestimmter Zusammenhang wurde nicht nachgewiesen, ebenso liessen sich keine besonderen Sinneszellen demonstriren. Es scheinen ausser diesen zweiborstigen Zellen auch freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen vorzukommen.

Eine ganz andere Art von Sinneswerkzeugen sind die milchweissen Flecken, die bei *Pterotrachea* bis zu 2 mm Durchmesser erreichen und hauptsächlich in der Rinde an der Ventralseite liegen, in welche der Rüssel zurückgelegt werden kann und die sich zu beiden Seiten der Flossen theilt. Ausserdem finden sie sich vorn an den Seiten (X, 1). In der Mitte ragt ein cylindrischer Fortsatz hervor nach Art eines feinen Tentakels. Sowohl das Tentakel als die Scheibe, auf der es steht, wimpern. Wenn wir Edinger's und Leuckart's Angaben von Becherzellen und Fett zurückweisen, dann besteht nach Paneth der ganze Unterschied gegen das gewöhnliche Plattenepithel darin, dass sich zwei Zellarten finden, cylindrische mit basalen Kernen und zwischen ihnen eingekeilt fadenförmige, die sich erst in der distalen Hälfte trichterförmig verbreitern und hier den Kern tragen; sie scheinen allein die Träger der Cilien zu sein. Im Tentakel etwas Fasermasse, ohne centrale Höhlung; unter dem Ganzen verzweigt sich ein Nerv, der nicht in das Tentakel zu verfolgen war.

Diese grossen Organe scheinen sich nun in allen Uebergängen aus kleinen Scheiben, die nur wenig Zellen umfassen und kein Tentakel führen, herauszubilden. Sie finden sich an verschiedenen Stellen, auch auf den Seiten der Flosse.

Die ungenügenden Beschreibungen lassen über die Natur dieser Sinneswerkzeuge keinen Schluss zu; dass die Tentakel als Fühler wirken, scheint fast ausgeschlossen, da die grösseren in einer Furche liegen. Ob man sie deshalb wirklich mit Edinger und Thiele den Seitenorganen der Fische zu vergleichen hat, ist wohl gänzlich fraglich.

Ausserdem finden sich auf der Schwanzflosse, d. h. der umgekehrt herzförmigen horizontalen Verbreiterung des Körpers vor dem Schwanzfaden bei *Pterotrachea* noch jederseits eine Anzahl kleine, schräg stehende, conische Hervorragungen. Edinger sah einen Nerv herantreten und hält sie für Sinneswerkzeuge, die er mit den scheibenförmigen in Zusammenhang bringt. Paneth erklärt sie für völlig verschieden, da er den Nerv vermisst; eine Deutung findet er jedoch nicht.

ζ. Der Mantelrand.

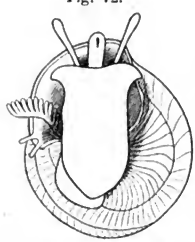
Der Mantelrand muss bei solchen Schnecken, welche des Deckels entbehren und sich in ein spiraliges Gehäuse zurückziehen können, also bei höheren Formen, ein hohes Empfindungsvermögen besitzen. Doch sind mir nähere Angaben darüber nicht bekannt geworden, so wenig als über die Spitze des Siphos, über die fühlerartigen Lappen, welche bei *Voluta* daneben vorkommen, über die Manteltaster der Melanien, Cypraeen etc.

Digitized by Google

Eine reiche Innervirung des Mantelrandes im Allgemeinen allerdings hat namentlich Bouvier (1363) gezeigt.

Bernard (1343, II) hat den fühlerartigen Fortsatz der *Valvata* untersucht. Er gleicht dem Fühler, hat aber einen viel schwächeren Nerven und keine Sinneszellen. Damit stimmt seine geringe Empfindlichkeit. Der Autor hält ihn für ein von früheren Zuständen mitgeschlepptes Organ, das sich auch bei jugendlichen Paludinen finden soll. Neuerdings giebt Woodward einen ähnlichen solchen, aber gespaltenen Fortsatz von *Adeorbis* (Fig. 72) an (M. F. Woodward, on the anatomy of Adeorbis subcarinatus Montagu. Proc. malac. Soc. London III. 1898. p. 140—146). Er vergleicht das Organ mit dem von *Valvata*, sowie mit den beiderseitigen Mantelfühlern mancher Rissoen, Oliven und junger Viviparen.

Fig. 72.



Adeorbis subcarinatus. (Nach M. F. Woodward).

Etwas besser sind wir wieder über Docoglossen und Rhipidoglossen unterrichtet.

Haller beschreibt von Docoglossen dreierlei:

1) Umschriebene Sinnesstellen. An dem sonst nicht wimpernden Mantelrand von *Lottia* u. a. kommen dorsal über den Mündungen der Mantelranddrüsen wimpernde Stellen mit Sinnesborsten vor in der Nachbarschaft kleiner Drüschen. Es scheint, dass diese Werkzeuge und die Drüsen in gegenseitiger Abhängigkeit stehen.

2) Die Kranzkiemenblätter der cyclobranchen Docoglossen tragen Sinneszellen.

3) Die Mantelrandtaster derselben Patelliden, welche sich in Scheiden zurückziehen lassen, sind von einem Epithel bedeckt, das sich aus Becherzellen und Sinneszellen aufbaut (1411). Ich würde Stützzellen vermissen.

Von Rhipidoglossen sind noch Gebilde vom Schalenschlitz, bezw. dem ihn erzeugenden Mantelschlitz zu nennen:

Die Taster von *Haliotis*, welche durch die Schalenlöcher hervorgesteckt werden können, sind nach Thiele im Ganzen gebaut wie die Epipodialtaster oder die Kopftentakel.

Der Mantelrand von *Fissurella*.

Nach Bontan (1353) sind nicht nur die Randtaster nervenreiche Sinneswerkzeuge, sondern die Umgebung des Mantellochs, der Rest des Schlitzes ist in besonderer Weise differenzirt. Der Mantel bildet drei concentrische Blätter, welche das Loch umgeben. Alle drei haben verschiedene Bedeutung. Das Innere bildet einen retractilen Tubus, der nur geöffnet wird, so lange sich die Schnecke unter normalen Bedingungen befindet. Das äussere Blatt liegt dem Umfang des Lochs dicht an. Während diese beiden Blätter glatt sind, kräuselt sich das mittlere und

Digitized by Google

bekommt verzweigte, zackige Ränder, es wird zum Sinnesorgan. Zwischen seinem Bindegewebe und den Muskeln bemerkt man reiche Nervenenden, ein Nervenring findet sich darunter. Da wo die drei Blätter zusammenstossen, liegt ein Sphincter.

η. Das subpalliale Sinnesorgan.

Die feine Leiste, welche bei Docoglossen und Rhipidoglossen, wenigstens *Haliotis* (s. o. pg. 159, 164) jederseits aus der Mantelhöhle herauskommt und sich um den Schalenmuskel herum auf die obere Seite des Fusses schlägt dicht unter dem Mantel wenig nach hinten, bildet den Uebergang von den äusseren Sinneswerkzeugen zu denen in der Mantelhöhle. Thiele liess das Organ mit den Kiemensinnesorganen, bezw. Kiemenresten bei *Patella* zusammenhängen; wiewohl an diesen Ausgangspunkt die Wülste am niedrigsten sind, glaubt er doch an die Zusammengehörigkeit, die er durch die vom Kiemenganglion kommende Innervirung stützte. Haller widersprach (1411), indem er die Nerven von den Pedalganglien ableitete; doch hat Thiele zum Schluss nochmals seinen Standpunkt anatomisch begründet (170).

Der Wulst ruht nach Haller bereits auf einem Bindegewebswulst, er besteht aus normalen Epithelzellen mit basalen Kernen und aus Sinneszellen mit distalen Nucleis. Auch nach Thiele's Beschreibung strahlen die Sinneszellen fächerartig aus einander (1482).

Neuerdings will Boutan in diesem Organ der Docoglossen das Homologon des Epipodiums der Rhipidoglossen erblicken, eine Auffassung, auf die ich beim Nervensystem zurückkomme.

ϑ. Die Sinneswerkzeuge der Mantelhöhle.

Hier kommen in Betracht

die Kieme, die mehr oder weniger empfindlich ist,

die Hypobranchialdrüse, die wenigstens in einzelnen Abschnitten an Sinneszellen so reich sein kann, als irgend ein Sinnesepithel (s. o.) und daher vermuthlich die Function mit dem Geruchswerkzeug theilt, und

das Osphradium, das sich aus den Rändern der Kiemenrhachis herausgebildet, auf die Nachbarschaft übertragen und allmählich losgelöst und zu selbständigen Leisten entwickelt hat.

Das Osphradium (XXIII).

Die Verbreitung der verschiedenen einfachen Geruchsleisten und ihre Vervollkommnung vom einfachen Epithelstreifen am Kiementräger zum selbständigen Wulst, der schliesslich die Form einer gefiederten Kieme annimmt, ist oben geschildert. In der Beschreibung der Structur folge ich dem geschicktesten Bearbeiter Bernard, welcher zuerst das Spengel'sche Organ von *Cassidaria* als ein Beispiel hoher Differenzirung eingehend analysirt und daran die übrigen vergleichend anschliesst (1344, 1346).

Digitized by Google

Das Osphradium von *Cassidaria*.

In der Rhachis oder dem Mittelstreifen verläuft der gangliöse Nerv oder das Geruchsganglion. Daran sitzen zu beiden Seiten die Geruchsblätter senkrecht zum Mantel, jedes mit einem unteren Rande, parallel zur Mantelfläche, und einem oberen oder äusseren, der schräg von der Spitze zum Mantel aufsteigt. Der untere Rand ist pigmentirt, von ihm gehen eine Anzahl Pigmentstreifen auf der freien Fläche des Blättchens schräg nach aussen und oben, also wieder die Figur eines halben Fiederblattes; sie entspricht dem Nervenverlaufe. Die obere Hälfte der Lamelle und die Zwischenräume zwischen den Streifen sind blass; diese Stelle entspricht der Blutlacune, von welcher Blindzipfel zwischen die Nerven ausstrahlen.

Das Ganglion zeigt im Querschnitt einen peripherischen Belag von Ganglienzellen, der namentlich nach den Seiten zu dicht wird, in der Mitte Punktsubstanz. Rechts und links treten die Nerven aus, gleich von Anfang an durch Bindegewebe (Neurilem) in eine Anzahl Stränge geschieden; der erste biegt gleich nach dem Austritt aus dem Ganglion in die ersten Pigmentstreifen ab, successive die anderen, jedesmal paarweise, weil das Geruchsblatt aus zwei symmetrischen Blättern besteht, die rings am Rande verschmolzen sind. Die Ganglienzellen sind klein mit grossem Kern (wie im Fühlerganglion von *Cyclostoma*), sie liegen gruppenweise zusammen. Die Nervenbündel vertheilen sich bald in die Punktsubstanz, man kann einzelne weiter der Quere und der Länge nach verfolgen. Die Ganglienzellen sind meist multipolar mit verschieden starken Fortsätzen in allen Uebergängen. Die Zellen anastomosiren häufig unter einander; alle übrigen Fortsätze scheinen sich zu verzweigen und in die Punktsubstanz aufzulösen, aus der dann, indirect, erst die Nerven hervorgehen. Feinste multipolare Zellen liegen überall zwischen den Elementen. Bernard hält auch sie für nervös (in Uebereinstimmung mit Nansen und Garnault) und nicht für Gliazellen. Vom Neurilem, welches das Ganglion einhüllt, gehen keine bindegewebigen Fortsätze irgend welcher Art nach dem Innern.

Peripherische Nervenenden. Die Basallamelle kleidet unter dem Epithel das ganze Geruchsblatt aus. Unten liegen die Nerven in dem Hohlraum. Wo vom Hauptstamm einer nach einem Pigmentalstreifen abbiegt, wird er durch Bindegewebe halbirt, so dass jeder Zweig oder Halbzweig ein Epithelblatt, bez. einen Epithelstreifen versorgt. Er löst sich baumartig auf. Die feinsten Zweige durchbohren die Basalmembran tangential oder unter ganz spitzem Winkel und sind auch noch ausserhalb von ihr im Epithel von Neurilem überzogen. Im Neurilem sieht man spindelförmige Zellen mit langen Kernen. Rundliche Kerne ferner dürften Nervenzellen sein, im Sinne Apáthy's gegenüber den Ganglienzellen, die ersteren als Bildungsstätten der Nervenfibrillen, die letzteren gewissermaassen als Kraftstationen, endlich kleine, multipolare Ganglienzellen

Digitized by Google

von derselben Form wie im Ganglion; sie anastomosiren hie und da, ohne indess ein eigentliches Netz zu bilden. Diese Ganglienzellen liegen in verschiedener Höhe im Epithel, nicht immer bloss am Grunde auf der Basalmembran. Ihre Fortsätze verbinden sich schliesslich immer mit den spindelförmigen Sinneszellen. Diese haben proximal stets bloss eine Nervenfaser; distal verschmälern sie sich wieder und laufen entweder in ein Endstäbchen aus oder in eine kleine ovale Anschwellung ganz ähnlich wie im Fühlerknopf von *Cyclostoma* (s. o.).

Das übrige Epithel. Die Sinneszellen liegen zwischen Pigmentzellen, ohne Cilien, mit gelben Pigmentkörnern in der distalen Hälfte. Die blasse Partie des Geruchsblattes trägt dagegen etwas höhere, pigmentlose Wimperzellen. Uebergänge zwischen beiden liegen unter dem Ganglion, an der Rhachis. Dazu kommen Becherzellen, reichlich zwischen den Wimper-, spärlich zwischen den Pigmentzellen.

Die Musculatur. Die Fasern bilden keine eigentlichen Bündel. Den regelmässigsten Verlauf zeigt eine Anzahl platter, grosser Längsfasern, welche vom Mantel her eintreten und zunächst am äusseren oberen Rande entlang ziehen. Bald entfernt sich die unterste, bildet nach unten eine grosse Schlinge, kommt mit dem Ende gegen den äusseren Rand zurück und verliert sich hier; bald macht die zweite eine entsprechende, etwas kleinere Schlinge, ebenso die dritte und vierte. Die übrigen laufen glatt am Rande weiter. In beiden Blättern ist der Verlauf parallel. — Kurze Fasern am äusseren Rande sind ebenfalls platt; ihre Enden theilen sich bald, und diese Spitzen verzweigen sich abermals in ausserordentlich feine und lange Fasern, welche schliesslich in der Basalmembran aufgehen. Wie mir scheint liegt hier ein deutlicher Uebergang vor zwischen Muskel- und Bindegewebsfasern. — Eine dritte Sorte von Muskeln liegt in den zahlreichen Querbälkchen, welche, durch den Blutraum hindurch, beide Epithelblätter verbinden. Sie sind denen in der Kieme gleich.

Das Bindegewebe zeigt hie und da kleine Spindelzellen in der Stützlamelle oder Basalmembran, der Hauptsache nach aber besteht es aus Sternzellen verschiedener Grösse, die mit ihren feinen Ausläufern anastomosiren. Die Kerne sind ziemlich gross, bisweilen liegen zwei in demselben Protoplasma.

Das Blut bewegt sich in den Lacunen, die leicht zu injiciren sind. Die Hauptlacune am äusseren Rande entsendet Blindzipfel zwischen die pigmentirten Sinnesstreifen. Die Bewegung des Blutes kann durch die Muskelbalken bequem bewerkstelligt werden. Man könnte an eine lebhafte Respiration denken, wenn die Versorgung eine präcisere wäre als durch enge und wenig bestimmte Lacunen des Mantels. Zweifellos bleibt die Sinneswahrnehmung die Hauptfunction.

Digitized by Google

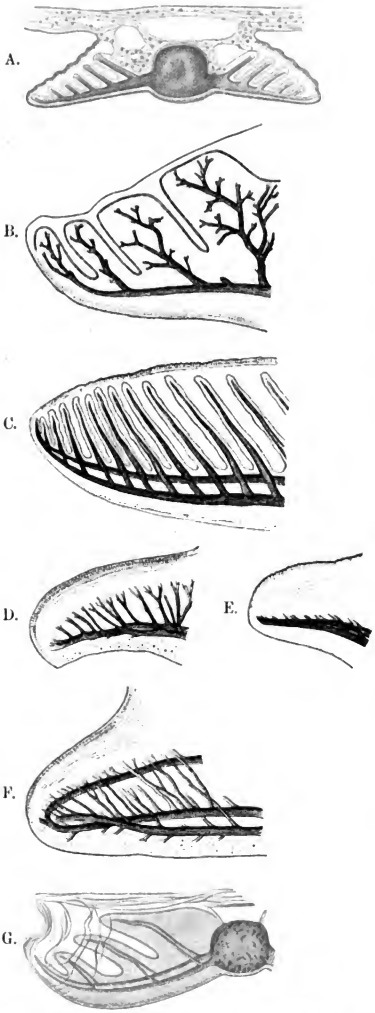


Fig. 73. Blättchen des gefiederten Osphradiums von Monotocardien mit der Innervirung. A. Beide Fiedern, B.—G. bloss die eine Seite. A. *Ranella gigantea*. B. *Cassidaria tyrrhena*. C. *Dolium galea*. D. *Buccinum undatum*. E. *Voluta scapha*. F. *Fasciolaria tulipa*. G. *Marsenia*. (Nach Bernard.)

Das Osphradium der Rhipidoglossen.

Das Allgemeine s. o. S. 158.

Fissurelliden.

Nach einigen Correcturen von Spengel's und Boutan's Angaben kommt Bernard zu folgender Darstellung:

Von dem grossen Kiemenganglion mit vielen Ganglienzellen in der Rinde gehen keine Nervenfäden zum Epithel, es liegt geschlossen in einer Lacune. Der stärkste Nerv, der von ihm ausgeht, ist der Geruchsnerv. Er verläuft subepithelial in der Lacune, welche breit in den abführenden Blutraum ausmündet. An diesem abführenden Rande giebt er theils feine Fädchen ab, welche in das benachbarte Sinnesepithel gehen, theils auch Nerven für die abführende Fläche der Kiemenblättchen. Ein zweiter Nerv liegt im zuführenden Rande des Kiementrägers, nicht frei in der Lacune, sondern in der Basalmembran eingeschlossen; er versorgt hier ebenfalls ein Sinnesepithel, das reich ist an Becherzellen. Somit sind beide Ränder der Kiemenrhachis mit Geruchsepithel ausgestattet.

Haller beschreibt bloss den Nerven, der vom Kiemenganglion nach der Rhachis zur Kiemenvene geht, als Geruchsnerven (1407); bei *Cemoria* (1411) sollen die

Digitized by Google

Verhältnisse ebenso liegen, über ihm findet sich gleich als Wulst das Osphradium (XIV, 1 *go*).

Haliotis.

Das Kiemenganglion liegt gerade im Grund der Kiemenrhachis, von beiden Flächen gleich weit entfernt. Der starke Geruchsnerv tritt an das Epithel heran auf der inneren Seite des Trägers vorn da, wo er bald frei wird, am abführenden Rande. Hier geht der Nerv gerade unter der vorderen Schneide der Kiemenrhachis hin bis zur Spitze der Kieme. Er hat eine Blutlacune, ist aber mit dieser in ein dichtes Bindegewebe eingeschlossen, welches diesen Rand besonders compact gestaltet. In demselben läuft, vom freien Rande weiter entfernt und parallel zum Geruchsnerven, noch ein feinerer Nerv, der aber mit dem Osphradium nichts zu thun hat. Soweit das Osphradium noch auf der inneren, medialen Seite des Kiementrägers verläuft, stellt es einen hohen, beiderseits scharf begrenzten Epithelwulst dar, dessen Ränder stärker gelb pigment sind als die Mitte. Weiterhin auf der Schneide des abführenden Randes ist das Epithel, ebenfalls als ächtes Sinnesepithel, besonders hoch, hat aber seitlich keine scharfen Grenzen, sondern wird allmählich niedriger und geht unmerklich in das niedrige Epithel der Rhachis über.

Im anderen, zuführenden, langen, freien Rande der Rhachis, dessen subepitheliale Theile nicht in gleicher Weise durch Bindegewebe verstärkt sind, wo vielmehr die Kiemenarterie dicht unter dem Epithel liegt, finden sich auch drei parallele Nerven, ein medianer stärkerer und zwei schwächere, symmetrisch zu ihm. Sie liegen in der Basalmembran, tauschen untereinander Commissuren aus zwischen dem medianen und den seitlichen, geben aber keine Fasern ins Epithel ab. Dieser Rand enthält also kein Sinnesepithel, seine Nerven gehören den Kiemenblättchen an. Dagegen ist er besonders reich an Schleim- oder Becherzellen.

Der Fortschritt von *Fissurella* zu *Haliotis* ist mithin der, dass sich das Osphradium auf den abführenden Rhachisrand concentrirt hat, dass hier die beiden Functionen des Geruchs und der Kiemenblättchenversorgung sich auf zwei aus dem Kiemenganglion entspringende Nerven vertheilt haben und dass der proximale Theil der Geruchsleiste sich als ein scharf begrenzter Wulst herausgehoben hat als der Anfang eines gesonderten Osphradiums.

Trochiden.

Bernard fasst das Osphradium der Trochiden, von denen er *Trochus zizyphinus*, *T. magus* und *Monodonta monodon* untersucht hat, als Mittelstufe auf zwischen Fissurellen und Haliotiden. Am zuführenden Rande der Rhachis hat sich der Geruchsnerv vom starken Kiemennerv getrennt. Er liegt aber noch nicht fest in einem compacten Gewebe, wohl aber entsteht ein Uebergang dazu. Die Wand der venösen Lacune hat dicht hinter dem Nerven rechts und links eine starke Verdickung von knorpel-

Digitized by Google

artiger Consistenz durch eine subepitheliale Ausscheidung des Bindegewebes. Beide Verdickungen verschmelzen von Strecke zu Strecke. Ueber dem Geruchsnerven hat der scharfe Rand der Rhachis hohes Sinnesepithel, das beiderseits allmählich ausklingt. Der abführende Rand der Rhachis hat nur einen sehr zarten Nerven ohne Sinnesepithel.

Neritiden.

Ein eigentliches Kiemenganglion fehlt. Der Kiemennerv wird, bevor er zur Kieme kommt, und dann noch ein Stückchen auf der Rhachis gangliös und trägt hier ein Sinnesepithel, das er versorgt. Weiter verläuft er zur Spitze der Rhachis und biegt hier auf deren andere Seite um; aber diese beiden Ränder zeigen fast keine Sinneszellen. An diesen Rändern liegen neben dem Nerven auch nicht die knorpeligen Verdickungen, sondern je zwei kräftige Längsmuskeln, welche das freie Kiemenende retrahiren. Die Verhältnisse liegen also in dieser Familie eigenartig, ohne unmittelbare Beziehung zu den anderen.

Das Osphradium der Docoglossen.

Zu *Patella* (s. o. S. 183) ist nur nachzutragen, dass jederseits das rudimentäre Ctenidium in der subcutanen Musculatur eingeschlossen ist. Die Musculatur wird über der Kieme viel dünner. Der Nerv bildet ein Ganglion. Im Epithel, das höher ist als in der Umgebung, liegen Sinneszellen, aber in mässiger Anzahl (1346).

Bei *Acmaea* (*Tectura*) wird die links gelegene Kieme von einem dicken Nerven versorgt, der sich im Kiementräger in zwei theilt. Die beiden Nerven betheiligen sich an der Innervation der Kiemenblättchen und scheinen keine Nerven zum Epithel abzugeben. Auf seinem Wege erweitert sich der Nerv indess ganglienartig, unter einem spongiösen Wulst, der aus sternförmigen Bindegewebszellen und Fasern sich aufbaut und der frei bleibt von Muskeln. Zarte, verzweigte, etwas anastomosirende Nervenäste gehen über in kleine Haufen multipolarer Ganglienzellen von grossem Umfange, die dicht von Bindegewebe umschlossen sind; von da aus erfolgt die Verbindung mit den Sinneszellen, die hier einem nur kubischen Epithel eingefügt sind. Wir haben hier also rechts und links dasselbe Osphradium auf dem Nacken wie bei *Patella*, doch keine Andeutung eines rudimentären Ctenidiums. Wenn der linke Nerv, der das linke Osphradium versorgt, weiter läuft zu der noch ziemlich weit entfernten Kieme, so setzt sich das Osphradium nicht auf die Rhachis fort, trotzdem dass der Nerv sich in gleicher Weise theilt wie etwa bei *Haliotis*.

Bei *Lottia*, wo die Kieme fehlt, sind die Osphradien im letzten Drittel der Mantelhöhle deutlich, aber wenig entwickelt. Der Wulst, weniger hoch, hat innen das Gewebe aus Sternzellen, aber sein Epithel ist ganz flach. Das hohe Sinnesepithel liegt unmittelbar dahinter auf dem Ganglion.

Digitized by Google

Das Osphradium der Monotocardien.

Nach der ausführlichen Uebersicht des Aeusseren (S. 168ff.) und der histologischen Analyse eines der vollkommensten Vertreter genügt es, über einzelne Formen Genaueres zu geben.

Valvata.

Der Kiemennerv theilt sich, bevor er den abführenden Rand der Rhachis erreicht. Der eine Ast geht etwas lateral von der Kieme nach vorn und bildet hier gleich ein kleines Ganglion, in dessen Umgebung das Epithel reich ist an Sinneszellen; der andere Ast läuft in die Rhachis und deren abführender Rand hat ebenfalls Sinneszellen, die im zuführenden fehlen. Das Osphradium ist also getheilt (S. 171), die erste Stelle ist der Anfang eines localisirten Osphradiums, die zweite an der Rhachis entspricht den Verhältnissen der Rhipidoglossen.

Littorina. Bythinia. Rissoa. Planaxis. Vermetus (1346).

Es läuft ein kräftiger, mit wenig Ganglienzellen versehener Nerv im Innern des Wulstes, der im Querschnitt etwa drei Viertel eines Kreises beschreibt. Die Basalmembran des Epithels ist sehr dick. Das wimpernde Epithel ist verlängert und regelmässig radiär auf der freien Hälfte des Wulstes. Doch ist nicht diese ganze Partie sensoriell. Die Sinneszellen sind vielmehr auf die beiden Seiten, die auch vom Nerven allein versorgt werden, beschränkt und lassen die Mitte frei. Bei *Vermetus* prägen sich diese sensiblen Stellen noch schärfer aus in Bezug auf Sinneszellen und Nervenreichthum.

Cyclostoma (1346, 1394).

Aeusserlich denen der vorigen Gattungen ähnlich, von hinten her etwas verkürzt, hat das Osphradium doch Einrichtungen, welche mit dem Landaufenthalte zusammenzuhängen scheinen. Das Sinnesepithel liegt nicht auf einem Wulste, sondern bedeckt die einander zugekehrten Wände einer Rinne, die zwischen zwei Wülsten einsinkt. Die Wülste stehen ziemlich vor und haben noch so viel Musculatur, dass sich ihre Lippen im Leben berühren und die Rinne vollständig verschliessen können. Im äusseren Wulste verläuft der Nerv, durch blasiges Bindegewebe noch zum Theil vom Epithel geschieden. Durch einen Belag von Nervenzellen wird er mehr ganglienartig. Seine Aeste versorgen beide Seiten der Rinne. In dem hinteren Theile liegt das hohe Sinnesepithel mehr in der Tiefe der Rinne, weiter nach vorn breitet sich's auf ihre beiden Wände aus, am höchsten wird es auf der inneren; diese ist ebenso reich an Sinneszellen als das etwas niedrigere Epithel der lateralen Seite. Die Sinneszellen zeigen dieselben Variationen wie im Fühler (s. o.). Ebenso sind die Epithelzellen, namentlich in der distalen Hälfte, durch körniges Pigment braun gefärbt. Sie sind in der ganzen

Digitized by Google

Sinnesregion mit Cilien bedeckt, die auf der medialen Seite ausserordentlich lang werden.

Die Uebereinstimmung mit dem Tentakel ist sehr gross in Bezug auf die Sinneszellen, also wohl auch die Function; dagegen liegt in der dicken Cuticula des Fühlers und der Wimperung des verschliessbaren Osphradiums ein sehr charakteristischer Unterschied.

Strombiden. Chenopiden. Struthiolariiden (pg. 170).

Diese höheren Taenioglossen bieten insofern eine gewisse Aehnlichkeit mit *Cyclostoma*, als ihr Geruchswulst in einer Rinne liegt, die von musculösen Falten gebildet wird (1346). Doch sagt Bernard nichts von der Möglichkeit eines Schlusses; ebenso fehlen genauere Angaben über die wunderliche Verzweigung bei *Strombus bubonicus*.

Cerithium vulgatum.

Hier findet sich ein Uebergang zwischen den einfachen und gefiederten Osphradien insofern, als auf beiden Seiten von Zeit zu Zeit ohne Symmetrie ein kurzes Blättchen vorspringt (1346). Der Nerv, ohne viel Ganglienzellen, entsendet theils kurze einzelne Nerven zu den Seiten des Hauptwulstes, theils Nervenpaare in die Blättchen für deren beide Flächen. Der Hauptwulst trägt rechts und links Sinnesepithel, die Blättchen überall; die Sinneszellen stehen am dichtesten auf der Kante.

Naticiden. Lamellariiden (pg. 169).

Bei *Natica hebraea* (1346) bildet der Nerv ein ächtes Ganglion, die Ganglienzellen liegen in Packeten, durch Bindegewebe getrennt. Die Nerven der Blättchen scheinen unverzweigt unter der Kante zu enden. Der freie Rand ist pigmentirt. Bei *Marsenia* (Fig. 73 G.) bilden sich schon fast die Verhältnisse der Pigmentschlingen heraus mit der Nervenverzweigung, wie bei *Dolium* (s. u.). Der Hauptnerv jedes Blättchens ist vierfach, je zwei Aeste auf einer Seite. Diese senden je einen Nerven in einen Zipfel der Pigmentfigur, der also hier von zwei Nerven versorgt wird.

Cassiden. Tritoniden. Doliiden.

Cassidaria ist typisch für diese Familien (s. o.). Bei den Tritoniden (*Ranella*) erhalten die Blättchen scharfe Kämme durch Verdickung der Basalmembran, gerade in der Gegend der Nervenverzweigungen (Fig. 73 A.). Bei *Dolium galea* werden die Blättchen enorm, sie enthalten bis 27 Nervenausbreitungen (Fig. 73 C.). Der Hauptnerv des Blättchens ist durch eine Scheidewand in zwei getheilt, die über einander liegen. Der, welcher dem unteren Rande zunächst liegt, ist wieder aus zwei durch eine Scheidewand getrennten Bündeln gebildet; er schickt, ohne Regelmässigkeit, kurze Zweige gegen den unteren Rand, wo sie gleich ins Epithel dringen. Sie sind doppelt und legen sich den beiden Seiten an. Ebensolche, doch stärkere

Digitized by Google

und regelmässigere Aeste sendet er aus nach dem oberen Rande zu. Die beiden Bündel jedes Astes sind von Anfang an getrennt. Wo sie auf den inneren Nerven treffen, weichen sie auseinander, so dass sie ihn zwischen sich nehmen, und jedes verbindet sich mit zwei Zweigen, die von letzterem ausgehen, so dass jede Seite eines Pigmentzipfels von drei von der Wurzel an isolirten Nerven versorgt wird. Weiterhin laufen sie zusammen und enden gemeinsam.

Rhachiglossen.

Die zwei Typen, welche Bouvier hierfür aufstellt (1. Fusiden, Mitriden, Bucciniden, Muriciden, Purpuriden etc. 2. Volutiden, Olividen, Harpiden) lässt Bernard nicht gelten, vielmehr sind Uebergänge und Differenzen manchfach. Ueberall ist der Hauptnerv stärker und schärfer in Bündel gesondert. Auch hier gehen einige Zweige nach dem unteren Rande, die meisten aber nach oben. Sie divergiren in die beiden Ebenen, zeigen aber nach Zahl und Verzweigung wenig Regelmässigkeit, bald verlaufen sie (Fig. 73 D.) weithin im Epithel (*Nassa*, *Buccinum*), bald bleiben sie lange im Bindegewebe und treten erst mit den Enden zu demselben (*Murex*).

Bei den Voluten, Harpen und Oliven sind die Zweige am kürzesten und verlieren sich gleich im Epithel (Fig. 73 E.). Bei Concholepas theilt sich der Nerv gleich beim Eintritt in das Blättchen in eine Anzahl Zweige, von denen die beiden stärksten bis zur Spitze laufen und, wie gewöhnlich, Aeste nach oben und aussen senden. *Fasciolaria* hat zwei parallele Nerven, jeden aus zwei sich wiederholt kreuzenden Strängen zusammengesetzt (Fig. 73 F.). Die Zweige, die vom äusseren Paar ausgehen, umfassen, ähnlich wie bei *Dolium*, das innere Paar, auch bilden sie Anastomosen zwischen beiden. Die weitere Verzweigung ist wenig regelmässig. Die Muskelbalken stehen am unteren Rande sehr regelmässig und erlauben dem Blute eine freie Circulation.

Entsprechend der unregelmässigen Nervenverzweigung in dieser Gruppe bildet der Blutraum keine regelrecht verzweigte, sondern eine einheitliche Lacune im Blättchen; nur bei *Voluta* verdichtet sich das Bindegewebe in mittlerer Höhe, so dass das Blut den Weg am oberen Rande lang nehmen muss, um zum unteren zu gelangen.

Toxoglossen.

Conus schliesst sich in Bezug auf das Osphradium keineswegs an die Rhachiglossen an, sondern an die siphonostomen Taenioglossen. Der Nerv verzweigt sich so regelmässig, wie etwa bei *Cassidaria*.

*Paludina**) und *Sigaretus* (S. 169).

Die beiden Formen stellte ich zusammen der Blindsäckchen wegen, wenn sie auch im übrigen ein sehr verschiedenes Osphradium haben.

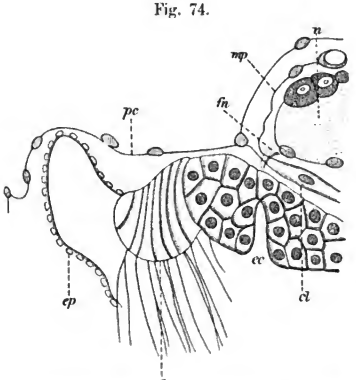
*) S. 169 ist ein Druckfehler stehen geblieben, auf der Mitte der Seite. Statt „VI, 12, 13“ lies: „XIV, 11, 12“.

Digitized by Google

Bei *Paludina* sind die Blindsäckchen lediglich mit schmalen, hohen, prismatischen Wimperzellen ausgekleidet, mit basalen Kernen; Becherzellen fehlen, wiewohl sie gleich in der Nachbarschaft, auf der Kiemenbasis, reichlich vorkommen, sowie vereinzelt auch auf dem Wulst. Dessen Wimperzellen haben die Kerne in jeder Höhe, sind an beliebigen Stellen eingeschnürt und stecken mit einem Fadenfortsatz in der Basalmembran, während die des Blindsackes glatt aufsitzen. Die letzteren färben sich dazu viel weniger. Der Nerv hat weniger Ganglienzellen, er versorgt unregelmässig, aber sehr reichlich den Wulst, der überall, am meisten aber über dem Eingang in die Blindsäckchen mit Sinneszellen versehen ist. Die Blindsäckchen erhalten eigene Nervenästchen, auch sie führen Sinneszellen, möglicherweise sind selbst ihre so abweichenden Wimperzellen nervöser Natur. Nach dem Bau des Wulstes gehört dieses Osphradium zu dem der niederen Taenioglossen, während die Blindsäckchen an das von Lacaze-Duthiers entdeckte Osphradium der basommatophoren Pulmonaten erinnern.

Bei *Sigaretus* (1410, III) wird der enge Eingang in die Säckchen der Geruchsblättchen von einem einzigen nicht wimpernden, mit dünner Cuticula versehenen Epithel ausgekleidet, das zum dritten Theil aus Becherzellen bestehen mag. Dann folgt ein hohes, blasses Epithel mit dünner Cuticula, es ist das in zwei Polster geordnete Sinnesepithel. Der Fundus hat hohe Pigmentzellen ohne Cuticula. Unter dem Osphradium findet sich noch eine wimpernde Leiste mit starken Nerven; doch fand Haller keine Sinneszellen darin. Immerhin ist eine gewisse Aehnlichkeit mit *Paludina* nicht zu verkennen, Wulst und Einstülpungen allerdings mit anderer Vertheilung der Cilien.

Fig. 74.



Querschnitt durch das Wimperorgan von *Pterotrachea Frederici*. *c* Wulst von Wimperzellen. *cl* Spindelförmige Zellen zwischen Epithel und Ganglion. *cc* Ausschnitt, welcher die grossen, geschichteten Zellen in zwei Lappen theilt. *ep* Epithel. *fn* Nervenfasern zwischen Ganglion und Epithel. *mp* Hüllmembran des Ganglions. *n* Ganglion. *pc* Wand des Pericards. (Nach Warlomont.)

Das Osphradium der Heteropoden.

Aeltere Schilderungen von Leuckart, Gegenbaur, Spengel.

Warlomont hat eine Beschreibung des Wimperorgans von *Pterotrachea* gegeben (1495). Danach handelt es sich um ein symmetrisches Organ (?). Unter ihm liegt der

Digitized by Google

Nerv, der vom Visceralganglion kommt mit einem Belag von Ganglienzellen von verschiedener Grösse. Er hat eine feine Bindegewebshülle, die nicht direct aufliegt, und wird vom Epithel getrennt, theils durch die dünne Wand des Pericards, theils durch zwei flache Zellen, die von diesem ausstrahlen. Das Epithel besteht aus drei Wülsten, einem mittleren, aus mehrschichtigen runden, nicht wimpernden Zellen, und zwei seitlichen, die sich aus je einer Schicht hoher Cylinderzellen mit langen Cilien zusammensetzen. Dann schliesst sich das gewöhnliche Plattenepithel an. Der mehrschichtige mittlere Wulst hat eine Rinne, und nach dieser streben die Nervenfasern hin, die in zwei Reihen von dem gangliösen Nerven herkommen. Ihre Endigungen werden nicht weiter beschrieben, wie denn eine nochmalige Durcharbeitung erwünscht erscheint. Nach Spengel ist der Grund der Rinne von hohen Epithelzellen eingenommen, von denen einzelne Geisseln tragen, wie es scheint, starre. Nach Gegenbaur kann das Organ durch Muskelfasern, die verzweigt sein können, auf Reiz zurückgezogen werden, unter Umständen bis sich die Haut darüber schliesst, wobei das Wimperspiel aufhört.

Die Kieme als Sinneswerkzeug.

Wie das Osphradium in seiner höheren Ausbildung der Kieme gleicht und lange für eine solche gehalten wurde, wie ferner das Osphradium sich bei den Diotocardien von der Kieme allmählich abgezweigt hat, — so besteht auch noch bei dem Ctenidium in der Vertheilung von Nerven und Sinneszellen eine weitgehende Aehnlichkeit mit dem ursprünglichen Osphradium auf der Kiemenrhachis der Rhipidoglossen.

Die genauste Schilderung giebt wiederum Bernard (1346) von den longicommissuraten Taenioglossen. Ich folge ihm hier bloss in Bezug auf Innervirung und Epithel.

Die Nerven der Kiemenblättchen sind im Allgemeinen schwach. Von dem Plexus neben dem abführenden Rande tritt ein Nerv in diesen ein, läuft endlich den zuführenden Rand entlang; er bewahrt seinen Durchmesser und giebt immer viel schwächere Zweige ab. Auf der zuführenden Seite läuft er stets dicht am Rande hin in der Lacune. Auf der abführenden Seite wechselt seine Entfernung vom Rande. Bei Cassidaria ist sie ziemlich gross, über ihm ist die Grenze zwischen regelmässig flachem Epithel auf der einen Seite und unregelmässigen, becherzellenreichen auf der andern. Bald nach seinem Eintritt theilt er sich in zwei, die neben einander liegend sich der Basalmembran beider Flächen anschmiegen. Die von ihm ausgehenden Aeste bilden ein zierliches dichtes Netz im regelmässigen Flimmerepithel vom Nerven bis zum abführenden Rande. Es besteht aus lauter verschiedenen polygonalen Maschen mit geraden Seiten, es findet seinen Abschluss nahe am abführenden Rande in einem dickeren Nervenfaden, der in einer gebrochenen Linie die Aussenseite des Maschenwerks bildet. Von diesem Aussennerven gehen kurze kräftige Nerven ab nach dem abführenden Rande selbst, sie sind sensitiv und

Digitized by Google

enden in Sinneszellen. Das Maschenwerk ist reich an Ganglienzellen, die in den Knoten liegen und ihre dicken Fortsätze den Fäden anlagern. Das interepitheliale Maschenwerk greift zum Theil über den Hauptnerven weg. Während die Nerven, welche die Maschen bilden, von ihm unter rechten Winkeln abtreten, entsendet er andere schräg nach der anderen Seite nach dem abführenden Rande zu. Sie verlaufen in die Hauptfläche des Blättchens und versorgen wahrscheinlich die Muskeln.

Das Epithel auf der abführenden Seite ist völlig eben und enthält auf der Kante und ihrer Umgebung Sinneszellen. Sie laufen am Ende in eine Borste aus, mehrmals länger als die Cilien der Nachbarschaft. Die Borsten spalten sich nicht. Das übrige Epithel ist reich an Schleimdrüsen oder Becherzellen. Es scheint, dass die Nerven des zuführenden Randes secretorisch sind.

Diotocardien.

Der Nerv läuft im Kiemenblättchen dicht unter dem Rande, er erzeugt kein dichtes Netz, sondern versorgt nur die nächste Nachbarschaft, wobei wieder vorwiegend die abführende Seite sensoriell, die zuführende drüsig ist. Natürlich versieht derselbe Nerv auch die Musculatur; die Verhältnisse liegen wie bei Fissurellen und Neritinen an der Rhachis, wo auch noch keine Abtrennung des Geruchsnerven eingetreten ist.

Bei den Monotocardien lässt sich keine systematische Ausbildung verfolgen. Bei *Paludina* liegt ein Nerv nur unter dem zuführenden, bei *Littorina* nur unter dem abführenden Rande. Bei *Chenopus* und *Strombus* scheinen die Nerven ganz reducirt, bei *Purpura* und *Buccinum* zeigt sich kein Hauptnerv, wohl aber ein stärkerer Randnerv. Einen vollkommenen Plexus beschreibt Bernard nirgends wieder.

Kranzkieme der Docoglossen.

Sowohl Bernard (1346) wie Haller (1411) fanden auf den Kiemenblättern von *Patella* einen ähnlichen Plexus, wie er auf Ctenidien vorkommt; letzterem gelang es auch, den Zusammenhang mit den Sinneszellen festzustellen. Nach Bernard stimmen diese am meisten mit der Beschreibung Flemming's überein, d. h. das feine Haar lässt sich nur hier in einzelne Borsten zerfällen.

b. Die Geschmackswerkzeuge (XXIII).

So unsicher die Bestimmung ist, woran man namentlich bei einem Wasserthiere die Organe des Geschmacks erkennen soll, so wird man doch in erster Linie an die Mundhöhle denken und um so sicherer zu gehen meinen, je mehr sich Geschmacksknospen nach Art der Wirbelthiere finden.

Dass wir unter solcher Diagnose indess auch mit Flemming den Tasterspitzen von *Trochus* Geschmacksempfindung zuschreiben müssen.

Digitized by Google

wurde bereits erwähnt, woraus die ganze Schwierigkeit der Frage hervorgeht*).

Vom Munde kennen wir nicht eben viel Sinnesapparate, unser Wissen beschränkt sich auf den Rüssel der Heteropoden und die Mundhöhle von Reptantien s. Platypoden.

1) Sinnesorgane der Rüsselspitze der Heteropoden.

Leuckart beschrieb zuerst die epitheliale Umbildung an dieser Stelle, wozu Boll einige genauere Daten lieferte (212). Danach geht das gewöhnliche Plattenepithel des Körpers an der Rüsselspitze von *Carinaria* und *Pterotrachea* in ein sehr hohes Cylinderepithel über, dessen Zellen zehn- bis zwölfmal so lang als breit sind. Darauf liegt eine starke Cuticula, und diese hat feine Lücken, aus welchen eine Menge kurzer glänzender Borsten hervorragen, als die Ausläufer sehr deutlicher Sinnesknospen, die man wohl zum Geschmack in Beziehung setzen wird.

2) Geschmackswerkzeuge der Diotocardien.

α. Der Rest des Subradularorgans.

Nach Haller's Angaben sollte den Patelliden ein Subradularorgan zukommen wie den Chitoniden und Scaphopoden; er beschrieb seine Ganglien und Nerven, blieb aber die Schilderung des Organs selbst schuldig. Thiele (70) hat durch Schnittserien bewiesen, dass nichts davon da ist. Derselbe giebt auch die vermeintliche Entdeckungsgeschichte (70, S. 224). Da Haller dazu geschwiegen hat, scheint die Angelegenheit erledigt zu sein. Doch will ich darauf hinweisen, dass sich bei Rhipidoglossen wenigstens ein Rest des Organes als Subradularhöcker erhalten haben soll (1407, S. 81), der nicht mehr functionirt und bei den höheren Prosobranchien ganz fehlt. Der Subradularhöcker vor der Radula ist eine Einstülpung der Schleimhaut nach innen und ist eine ganz constante Bildung, wie durch ihre Unterlage, die Grenzmembran und die starke Muskelschicht bezeugt wird. An ihrer Oberfläche zeigen sich viele Querfurchen. In der Mitte des Höckers sieht man, bei *Fissurella* wenigstens, eine stärkere Furche, welche ihn in einen hinteren oberen und vorderen unteren Abschnitt zerlegt. Diese Furche fehlt sowohl bei *Haliotis* wie bei den Trochiden. Das Epithel ist hoch cylindrisch, nicht wimpernd, mit etwas dickerer Cuticula. Die Zellen führen gelbes Pigment. Becherzellen stehen dazwischen, Sinneszellen fehlen.

β. Die Geschmacksknospen.

An derselben Stelle (1407) beschreibt Haller eine Reihe von Becherorganen, welche in der unteren Seitenwand der Mundhöhle von der Kiefergegend bis zum Ende des Mundhöhlenbodens angebracht sind; die Zahl dürfte 14 nicht übersteigen auf jeder Seite; die Vertheilung ist

*) Auf Nagel's Auffassung, dass bei Wasserthieren der Geschmack an die Stelle des Geruchs trete, kann man sich angesichts der starken Osphradien schwerlich einlassen.

Digitized by Google

nicht regelmässig, bald sind sie vereinzelt, bald stehen zwei oder drei in unmittelbarer Nachbarschaft. Das Epithel wimpert hier nicht, es trägt eine mässige Cuticula, die über den Geschmacksbechern durchlöchert ist. Die Zellen der Becher sind hell und pigmentlos. Ihre Höhe bleibt ziemlich constant auch da, wo das indifferente Zwischenepithel besonders hoch wird. Die Kerne liegen in der proximalen Hälfte in verschiedener Höhe. Stützzellen wechseln regelmässig mit Sinneszellen ab. Die Sinneszellen haben die übliche schlanke Form, oben sind sie abgestutzt, hier sitzt der Sinnesfortsatz, „die Sinnesnadel", auf, glänzend und conisch zugespitzt, dabei schwach nach einer Seite gekrümmt. Der Zellkörper distal vom Kern ist gleichbreit und homogen, ohne Granula. Das untere Ende spitzt sich in eine Faser zu, die durch die Basalmembran zu einer Ganglienzelle tritt. Einmal versorgte eine Nervenzelle zwei Sinneszellen. Gelegentlich lässt sich die Nervenfibrille innerhalb der Sinneszelle bis in die Nähe des Kernes verfolgen. Die Ganglienzellen bilden durch Anastomosen einen Plexus. Bisweilen sieht man dazwischen Nervenfasern, die sich verzweigen. Die Stützzellen sind ebenfalls lange Cylinder mit homogenem, nicht granulirtem Protoplasma und basalem Kerne.

Die grössten Becherorgane hat *Haliotis*.

3) Geschmackswerkzeuge der Monotocardien.

Haller beschreibt bei *Murex* einen Geschmackswulst, der quer im Munde steht, mit drei papillenartigen Vorsprüngen jederseits. Nähere Begründung fehlt.

Nach Pelseneer*) kommen Geschmacksknospen oft in der Umgebung des Mundes vor.

c. Das Ohr (Otocyste, Statocyste) (XXIII).

1) Vorkommen und Function.

Die Thatsache, dass das paarige Ohrbläschen vom Cerebralganglion innervirt und meist in die Nachbarschaft der Pedalganglien gerückt, weit von der Epidermis in das Innere des Körpers entfernt ist, deutet darauf hin, dass ihm weniger die Function des Gehörs, als die eines Gleichgewichtsorgans zukommt, dass es mehr Statocyste ist als Otocyste. Die Deutung wird so gut wie sicher durch das Fehlen bei Formen, welche die active Beweglichkeit aufgegeben haben, bei manchen Janthinen und erwachsenen *Vermetus*. (Auch bei *Concholepos*, die wohl so gut wie sesshaft geworden ist, suchte Bouvier umsonst nach den Otocysten, freilich ebenso bei manchen Toxoglossen.) Sollte nicht auch die Lagebeziehung zum Bewegungsorgane in gleichem Sinne zu deuten sein? v. Jhering's

*) P. Pelseneer. Les organes des sens chez les Mollusques. Ann. soc. Belge de Microscopie. XVI. 1892. p. 51.

L. Germain. Essai sur les organes des sens chez quelques Mollusques terrestres. Bull. soc. d'études scientif. d'Angers. N. S. XXVII. 1897. p. 105—136.

Digitized by Google

Beobachtung (130), wonach *Helix* Tonschwingungen wahrnimmt, kann schwerlich als Beweis für die acustische Function der Otocysten genommen werden. Denn wenn die Schnecke, unter deren Sohle sich ein mit der Saite eines Streichinstrumentes verbundener Draht befand, das Anstreichen der Saite jedesmal mit dem Einziehen der Fühler beantwortete, so konnte die Erzitterung sicherlich ebenso gut durch die Haut wahrgenommen werden, wie durch die Ohren. Garnault (1394) nimmt für *Cyclostoma* an, dass das Organ mit den grossen Otolithen für die Perception von Tönen zu plump und zu wenig differenzirt sei; dagegen müsse es die geringsten Erschütterungen empfinden. Bei dem modernen Standpunkte, wonach das Ohr niederer Thiere vorwiegend eine äquilibrische Function zu haben scheint, dürfte für die Beurtheilung jede weitere Unterlage fehlen, wenn man nicht das Experiment an Cephalopoden heranziehen will, und dieses spricht bekanntlich für die Deutung als Statocyste. Man kann wohl darauf hinweisen, dass tonerzeugende und tonwahrnehmende Apparate erst auf dem Lande erworben sein dürften, wie ich's gethan habe (Entstehung der Landthiere). Jedenfalls erachte ich eine weitere Discussion der älteren Literatur in dieser Hinsicht für überflüssig. Höchstens die Heteropoden verlangen weitere Bemerkungen (s. u.).

2) Form und Lage.

Der Abstand von den Pedalganglien scheint durchweg so gross zu sein, dass die Kapsel sich zur reinen Kugelform entfalten kann. Wenigstens wird sie durchweg als rund, höchstens etwas länglichoval angegeben. Lacaze-Duthiers nennt sie z. B. bei *Haliotis* sphärisch. Ob aber nirgends Abplattungen zur Scheiben- oder Schalenform vorkommen, ist mir nicht bekannt. Wohl aber deutet vielleicht eine Angabe desselben Forschers auf einen gesetzmässigen Zusammenhang der Lage. Die Otocysten mit einem einzigen Otholithen liegen stets in einem gewissen Abstande von den Pedalganglien, z. B. bei *Pilcopsis* ein Stück nach aussen und hinten, manchmal asymmetrisch, so dass bei *Purpura* die linke am linken Pedalganglion liegt, die rechte weit vom rechten; die mit Otoconien können denselben Ort einnehmen, viele sind aber mit diesen in unmittelbarer Berührung, bald mehr an der Vorder-, bald mehr an der Hinterseite. Lacaze-Duthiers denkt daran, dass darin ein Schutz der Ganglienmasse gegen den Druck des grösseren Steines gegeben sein möchte. Man kann wohl Jhering's Anschauungsweise dazu nehmen, wonach im Allgemeinen die Otoconien die niedere Stufe bilden und der Otolith die höhere. Dann würde der Schluss berechtigt sein: Die Otocysten liegen anfangs den Pedalganglien auf und rücken in fortschreitender Entwickelung von ihnen weg nach der Seite. So kommen sie schliesslich bei den Coniden weit hinweg und zwar bei der vorderen Asymmetrie ganz auf die rechte Seite, so dass das linke vor dem rechten liegt. Allerdings können die Heteropoden hier nur im Allgemeinen einbezogen werden; bei ihnen haben die Ohrkapseln die Beziehung zum

Digitized by Google

Fuss und zu den Pedalganglien ganz aufgegeben und liegen in der Nachbarschaft der Cerebralganglien, so dass der Hörnerv ganz und gar von den Connectiven getrennt und nach aussen gerichtet ist. Der Abstand zwischen Otocysten und Fussganglien ist natürlich um so grösser, je mehr der Vorderkörper quellend gestreckt ist, bei *Pterotrachea* in maximo, bei *Atlanta* am wenigsten.

In gewisser Weise schliesst sich unter den Reptantien hier *Tiphobia* an, jener alterthümliche Typus vom Tanganyika-See, den neuerdings Moore untersucht hat*). Auch hier ist die Kapsel sehr gross und liegt nahe dem oberen Schlundganglion.

Die grössten Ohrkapseln, nicht nur relativ, sondern vielleicht selbst absolut scheinen den Heteropoden zuzukommen, wo sie fast 1 mm Durchmesser erreichen. Allerdings scheinen Maasse an so grossen Thieren, wie manchen Tritonen, *Cassis* etc. nicht festgestellt zu sein.

3) Beziehungen zur Nachbarschaft.

Die Befestigung am Hirn erfolgt natürlich durch den Gehörnerven, einen zarten, aber von Anfang bis zu Ende soliden Strang. Ein Canal wird bisweilen vorgetäuscht, wenn Otoconien eindringen, ebenso scheinen Spaltungen vor dem Eintritt in die Otocyste mindestens zu den Ausnahmen zu gehören.

Bei den Reptantien heftet sich die Kapsel durch Muskeln und Bindegewebe an die Nachbarschaft, bez. an den Schlundring. Die Fasern treten bald mehr tangential, bald mehr radial heran. Nach Lacaze-Duthiers besteht aber das bestimmte Verhältniss, dass ein Bindegewebszug mit eingelagerten Muskelfasern als Ligament stets beide Otocysten verbindet. Das Ligament verläuft hinter den Pedalganglien. Es scheint nicht immer deutlich zu sein und bald sich auf die Strecke zwischen den Otocysten zu beschränken, bald auf die seitliche Körperwand, bald auf die Pedalganglien überzutreten, worüber Bouvier verschiedene Angaben macht, ähnlich Haller.

Auch bei den Heteropoden wird die Otocyste durch bindegewebige und musculöse Elemente in der Leibeshöhle getragen. Sie sind spärlich bei *Pterotrachea*, desto reicher aber bei *Carinaria*, bei der namentlich zwei nach oben und unten kegelförmig convergirende Muskelbündel in bedeutenderer Stärke hervortreten. Man kann wohl kaum zweifeln, dass sie auf die Spannung der Blase Einfluss haben; und es wird klar, dass

*) Von Moore's Arbeiten kommen hauptsächlich, neben kleinen Mittheilungen in der Nature, die folgenden in Betracht:

Moore, J. E. S., The Molluscs of the Great African Lakes. I Distribution. Quart. journ. of micr. sc. XLI. 1898 p. 159—180.

—— —, II. The Anatomy of the Typhobias, with a description of the new genus Bathanalia. 3 Pl. — ibid. p. 181—204.

—— —, On the hypothesis that lake Tanganyika represents an old jurassic Sea. 1 Pl — ibid. p. 303—322.

Digitized by Google

in diesem Falle die Eintrittsstelle des Hörnerven der gegenüberliegenden Sinnesplatte genähert werden muss, das heisst, dass sie accommodirend wirken (s. u.).

Nach Leydig's Angabe wird bei *Paludina* die structurlose Bindegewebskapsel, welche mit dem Neurilem des Nervus acusticus continuirlich ist, von den herantretenden Muskelfasern förmlich umsponnen in annähernd meridionaler Anordnuug, so dass die Spannung der Otocyste dadurch beeinflusst werden kann. Nach aussen folgt eine Schicht blasiges Bindegewebe, in dem weniger Kalkconcretionen auftreten sollen, als in weiterer Nachbarschaft. Doch zeichnet Leydig einige ein, und bei *Bythinia* sah ich sie ebenfalls bis nahe herantreten, so dass die Beurtheilung, wie weit eine möglichst homogene Umgebung für eine ungestörte Function vonnöthen, nicht klar durchzuführen ist. Gelegentlich tritt auch Pigment heran, nach Garnault bei *Cyclostoma*.

Recht merkwürdig und bisher ohne physiologische Deutung ist der Einschluss der kugelrunden Otocysten der Lamellariiden in eine milchweisse Ohrscheibe nach Bergh. Die Scheibe hat etwa den doppelten Durchmesser und wird von Bindegewebselementen gebildet. Bei einzelnen scheinen sich rings strahligangeordnete Muskelfasern anzusetzen*).

4) Bau der Otocyste.

Auf die homogene Bindegewebskapsel folgt: 1) die Ausbreitung des Hörnerven, 2) die Epithelschicht, 3) die Endolymphe, in der 4) die Hörsteine suspendirt sind. Die ersten beiden sind in den wenigsten Fällen bis zu genügender Trennung bekannt, so dass sie sich bisher nur gemeinsam darstellen lassen; von der Endolymphe weiss man nur, dass sie stets ungefärbt ist.

a. Die Hörsteine.

Zum ersten Male tritt der Unterschied auf zwischen einem einzelnen Otolithen und zahlreichen Otoconien.

Der Otholith ist wohl bei den Prosobranchien meist kuglig, seltner wie bei *Cypraea arabica*, mehr oval, aus concentrischen Kalklagen aufgebaut und ebenso mit einer strahligen Zeichnung von verschiedener Dichte und Deutlichkeit. Er zerspringt auf Druck leicht in Sectoren. Der Kalk ist in eine organische Grundsubstanz eingelagert, welche nach Auflösen des Carbonats zurückbleibt. Sie verleiht ihm oft eine gelbliche Farbe. Der Otolith ist häufig, z. B. bei den Heteropoden, so gross, dass sein Durchmesser den halben Durchmesser der ganzen Otocyste erreicht.

Die zahlreichen Otoconien, welche mit dem Wachsthum des Thieres

*) Etwas Aehnliches beschrieb ich früher beim Najadenohr. Hier würde sich's um die Suspension der Otocyste in einem möglichst gleichmässigen Schwellgewebe, also um möglichst ungestörte Uebertragung der Erschütterungen handeln. Es liegt wohl bei den Lamellariiden eine analoge Beziehung vor.

Digitized by Google

sich vermehren, ohne dass eine Grenze dieses Herganges bekannt wäre, haben verschiedene Gestalt, meist sind sie wetzsteinförmig, spindelförmig-oval, bei *Patella* rund nach Lacaze-Duthiers, bei *Potamides palustris* u. a. viereckig mit einem dunklen Kern in Form eines H. Sie sind wohl Krystallbildungen, welche bei der fortwährenden Bewegung in dem tanzenden Haufen sich gegenseitig abschleifen. Ob sie durchweg der organischen Grundlage entbehren, ist wohl eben bei dem Formwechsel zweifelhaft; die oft vorkommende Gelbfärbung deutet darauf hin. Bei ihrer fortwährenden Vermehrung sind sie verschieden gross, die kleinen dann oft lang wetzsteinförmig, die grossen mehr oblong, mit abgerundeten kurzen Seiten. Vielleicht könnte die Feststellung, dass keine kleinen mehr in einem Haufen sich finden, den Beweis für den Abschluss ihrer Bildung erbringen.

Für die Form der Otoconien sind wohl die Verhältnisse von *Pleurotomaria*, dem alterthümlichsten Prosobranch, maassgebend; hier sind sie zahlreich, von verschiedener Grösse, die kleinen rund, die grösseren oval oder höckerig (E. L. Bouvier et H. Fischer, Sur l'organisation des Pleurotomaires. Comptes rendus Paris CXXVI. 1898. p. 1361—1363).

Von wesentlichem Interesse ist die systematische Vertheilung beider Gebilde nach Gattungen und Familien, welche sowohl A. Schmidt wie Jhering und Bouvier beschäftigt hat. Nach letzterem sind die Otoconien die phylogenetisch ältere Stufe. Eine Uebersicht fällt etwa so aus:

Mit Otoconien.	Mit Otolith.
Diotocardien: *Pleurotomaria*, *Fissurella*, *Emarginula*, *Haliotis*, *Turbo*, *Trochus*, Neritaceen, *Helicina*, *Hydrocaena*.	
Docoglossen: *Patella*.	
Taenioglossen: Cyclophoriden, *Cyclophorus*, *Pupina*, *Diplommatina*, *Pomatias*, *Paludina*.	*Littorina*, *Lithoglyphus*, *Bythinia*, *Bythinella*, *Hydrobia*, *Truncatella*. *Homalogyra*.
	Cyclostomaceen.
Acicula s. *Acme* nach P. Fischer.	*Acme* nach A. Schmidt.
Solariiden, zum Theil: *Torinia*.	*Turritella*. *Vermetus gigas*.
Scalariiden.	*Scalaria communis*.
	Janthina z. T. (z. T. ohne Otocyste).
Melaniiden: *Faunus ater*, *Melania filocarinata*, *asperata*, *Hollandri*, *Melanopsis*, *Dufourei*, *Acicularis*.	Melaniiden: *Melania interposita*, *costata*, *tuberculata*, *amarula*. *Triforis*. *Planaxis*.

Digitized by Google

Mit Otoconien.	Mit Otolith.
Cerithiiden: Cerithium, *Potamides.*	Capuliden. *Pileopsis.*
Ampullaria.	*Natica.*
Valvata.	*Sigaretus.*
Tiphobia.	Marseniiden.
	Cypraea.
	Narica. Onustus.
	Strombiden.
	Chenopus.
	Cassis. Cassidaria.
	Rhachiglossen: *Buccinum, Nassa, Murex, Fusus, Columbella, Mitra.*
	Toxoglossen: *Conus.*

Die wenigen Fälle, wo Mitglieder einer und derselben Familie Otoconien, andere einen Otolithen haben (Scalariiden, Cerithiiden, Melaniiden), deuten auf die Nothwendigkeit einer genaueren Durcharbeitung hin, die wahrscheinlich zu weiterer Zerlegung führen wird, wie solches namentlich für die Melaniiden schon als Desiderat gilt. Von besonderem Interesse sind Vorkommnisse von Otolithen und Otoconien in derselben Otocyste, wie sie Bouvier beschrieben hat, und zwar in verschiedener Abstufung, so dass der Otolith bald mehr den Otoconien gleicht, bald die typische Form hat. Bei *Melania filocarinata* sind sehr zahlreiche, schmale, längliche Otoconien vorhanden, von denen einer die anderen an Grösse weit überragt; bei *Cerithium vulgatum* ist der grosse 7 bis 8 mal so gross als die andern; diese sind oval-rechteckig, der grosse verkürzt und rechteckig, er lässt concentrische Streifung erkennen. *Turritella rosea* endlich hat viele längliche, rechteckige Otoconien und einen ächten grossen, runden, concentrisch und radiär gestreiften Otolithen. Von *Acmaea fragilis* beschreibt neuerdings Wilcox*) Otoconien, in denen grosse Blasen vorkommen, die fast das ganze Innere einnehmen.

β. Die epitheliale Auskleidung des Heteropodenohres.

Die Durchsichtigkeit des Körpers und die Grösse der Otocyste macht das Heteropodenohr zu einem Idealobject für den Physiologen und Histologen. Wir sind denn auch seit längerer Zeit über den Gegenstand ganz gut orientirt durch die älteren Arbeiten von Leydig, Leuckart, Gegenbaur, Keferstein, durch die neueren von Boll, Ranke (1468, 1469) und Claus (1506)**). Neueste allerdings fehlen, daher immer noch Lücken.

*) M. A. Wilcox. Zur Anatomie von *Acmaea fragilis* Chemnitz. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXXII, 1898. Für die früheren Abschnitte habe ich die Abhandlung leider nicht mehr verwerthen können.

**) Durch ein Versehen ist im Literaturverzeichniss die erste Arbeit von Claus ausgelassen: C. Claus, Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. XII. 1876.

Digitized by Google

Das Epithel lässt deutlich zwei Regionen erkennen: die allgemeine Auskleidung, und den acustischen Apparat auf der distalen Seite gegenüber dem Nerveneintritt, die Macula acustica.

Jede Region lässt (mindestens) zwei verschiedene Zellsorten unterscheiden: die allgemeine Auskleidung enthält zwischen Stützzellen Zellen mit vorragenden Polstern, auf denen borstenartige Wimpern stehen; ihre Bedeutung ist noch unklar, der acustische Apparat besteht aus Sinneszellen und Isolir- oder Stützzellen.

Die Sinneszellen zerfallen in zwei Kategorien, die grosse Centralzelle am distalen Pole, die durch vier Stützzellen isolirt wird, und Kreise kleinerer Hörzellen, welche concentrisch die Centralzelle mit den Isolirzellen umgeben und nach aussen an Grösse und Höhe abnehmen. Ranke hatte diese Kreise z. T. für ein Ganglion, das er Ringganglion nannte, genommen.

Der Nerv tritt auch hier geschlossen an die Blase heran; dann löst er sich in Bündel auf, welche in Meridianen auseinander treten. Die flachen Bündel lösen sich bald weiter in Fasern auf, welche ebenfalls in meridionaler Richtung weiter ziehen. Somit ist die ganze Otocyste bald zwischen Bindegewebskapsel und Epithel von einer gleichmässigen feinen Lage meridionaler Fasern umsponnen.

Den Fasern lagern sich hie und da feine Gebilde ein, die man wohl mit den kleinen peripherischen Ganglienzellen etwa im Fühler vergleichen muss, ovale kleine Kerne, die nach beiden Seiten in Fasern sich fortsetzen.

Die Endigung der Nervenfasern ist eine dreifache: die Wimperpolsterzellen werden innervirt, wie vereinzelt nachgewiesen wurde, namentlich aber die Hörzellen, einschliesslich der Centralzelle. Doch mag gleich darauf hingewiesen sein, dass, wenn die Anschauungen von Claus und Ranke über das Wesen der Wimperzellen richtig sind, eine complicirtere Verbindung zwischen ihnen und der Macula acustica zur Auslösung von Reflexen postulirt werden muss. Ausserdem giebt der Acusticus auffallenderweise Fasern ab an die das Ohr umspannenden Muskeln.

Die Zellen stellen sich im Einzelnen so:

Die Wimper- oder Polsterzellen.

Von der Fläche gesehen sternförmig, von der Seite polsterartig, sind die Wimperzellen gleichmässig zwischen indifferenten Epithelzellen vertheilt*). Ihre Zahl ist unbekannt, jedenfalls wohl weit über 50. Von dem Polster strahlt ein Büschel feiner borstenartig starrer Cilien aus. Dass sie nicht ganz starr sind, beweisen peitschenartige Bewegungen ihrer Enden während des Erstickungskrampfes, in dem sich für gewöhnlich

*) Ich würde kaum anstehen, diese Zellen mit den aus verschiedenen Organen, z. B. aus dem Harnleiter von Plate beschriebenen Calottenzellen der Pulmonaten zu vergleichen, wenn derselbe bei Beschreibung des Lungenschneckenohres selbst auf eine solche Parallele gekommen wäre.

Digitized by Google

die Otocyste dem Beschauer darzubieten pflegt. Die Cilien einer und derselben Zelle sind gleich lang, die der verschiedenen Zellen jedoch verschieden, so dass sie vom Eintritt des Acusticus an bis zur Macula acustica regelmässig kürzer werden. Bei erstickenden Thieren oder herausgeschnittenen Ohren sieht man die Büschel der einzelnen Zellen bald sich aufrichten, wie in einem Gelenk, und nach dem Otolithen zusammenschlagen, bald wieder sich flach niederlegen an die Wand, in annähernd rhythmischem Spiel. Ranke zeigte, dass bei der lebensfrischen Schnecke die Cilienbüschel normaliter niederliegen, dass sie sich aber auf stärkere Schallreize alle zugleich plötzlich aufrichten und den Otolithen fixiren. Ihre Länge ist so, dass sie in dieser Lage gerade bis an den Stein heranreichen. Ihre Verschiedenheit aber bedingt es, dass der Otolith dabei excentrisch steht, vom Eintritt des Nerven weg gegen die Macula acustica hin, also eine Accommodationseinrichtung. Auf der einen Seite machen die starren Borsten durch ihre verschiedene Länge den Eindruck musikalisch abgestimmter Saiten, also eines acustischen Organs, auf der anderen spricht die Art ihrer Bewegung mehr für eine abgeänderte Form der Wimperung. Im ersteren Falle würden ihre Nervenfibrillen sensitiv sein, im letzteren motorisch, so dass eben noch reflectorische Verbindungen nachgewiesen werden müssten. Die Borsten lassen sich als feines Bündel eine Strecke weit in die Zelle hinein verfolgen.

Die Macula acustica oder Sinnesplatte.

Der kreisrunde Fleck am distalen Pole ist in der Mitte am höchsten und flacht sich nach aussen ab. Am höchsten ist die Centralzelle, darum ist ein Feld ohne Hörzellen, das nach Ranke auf einen elastischen Zwischenraum hinausläuft; an dessen Ecken sollen vier weitere Hörzellen stehen, mit der Centralzelle durch Fasern verbunden, darum sollte das Ringganglion folgen. Claus führt den elastischen Zwischenraum auf vier elastische Zwischen- oder Stützzellen zurück, deren Kerne er erkannte; basal strahlen sie allerdings nach aussen in Fasern aus. Um diesen Centralapparat folgen statt des Ringganglions weitere Hörzellen, geordnet in Kreise, deren bei kleineren Pterotracheen etwa vier, bei *Pterotrachea coronata* und *Carinaria* fünf oder sechs zu zählen sind.

Die Centralzelle ist urnenförmig, unten bauchig verbreitert, dann eingeschnürt und wieder verbreitert, ein dichtes Bündel kurzer, feiner starker Hörhaare (Hörstifte), oben glatt abgeschnitten, ragt aus der Mitte heraus und lässt sich gegen den Kern hin verfolgen.

Die elastischen Zwischenzellen scheinen mit ihrer freien Fläche allerdings eine elastische Membran zu bilden, welche den Rand der Centralzelle in Spannung erhält.

Die übrigen Hörzellen sind in der Mitte bauchig, oben verengert, so dass sie in der optischen Flächenansicht wie Kreise oder Punkte erscheinen. Auch sie haben Bündel von Hörborsten. Je weiter nach

Digitized by Google

aussen, um so kleiner werden die Punkte und um so weiter rücken sie auseinander. Indem sie sich abflachen, scheinen sie in die Polsterzellen überzugehen. Alle Hörzellen erhalten Fasern vom Acusticus.

Bei dem Uebergange der Hörzellen in Polsterzellen würden die Hörstifte in die halbstarren beweglichen Cilien übergehen, in der That, wie mir scheint, ein wichtiges Argument dafür, dass die Wimperzellen nicht als motorische, sondern als sensitive Elemente aufzufassen sein.

Ranke nimmt jene Randzellen der Sinnesplatte als Puffer, welche ein zu starkes Anpressen des durch die aufgerichteten Wimperborsten gegen die Centralzelle festgestellten Otolithen verhindern sollen.

Wenn man die Polsterzellen als sensitiv gelten lässt, dann erscheint das Organ in der That als ein musikalisch abgestimmter Apparat, mehr als ein musikalisches Ohr und nicht bloss als Statocyste. Bei dem Mangel musikalischer Töne und tonerzeugender Thiere im freien Meere kann wohl höchstens das wechselnde Geräusch der Wellen als äusserer Reiz in Frage kommen, hauptsächlich aber im Zusammenhange mit der wechselnden Windstärke der eigene Gleichgewichtszustand des Körpers, welcher je nach Bedarf ein Absteigen in senkrechter Richtung veranlasst. Dann wäre die Otocyste eine Statocyste. Weitere Anhaltspunkte dürften sich aus der Biologie der Heteropoden bis jetzt kaum herleiten lassen.

γ. Das Epithel der Otocyste bei den Reptantien.

Schon durch Leydig wurde darauf hingewiesen, dass das Wimperspiel im gewöhnlichen Schneckenohre, wie es unter dem Mikroskop den Otolithen erzittern lässt und die Otoconien tanzend durcheinander wirft, nicht den normalen Zustand während des Lebens darstellen dürfte. Das wahre Verhalten festzustellen verbietet jedoch die Undurchsichtigkeit der Thiere. Garnault sah den Otolithen von *Cyclostoma* nie in Bewegung.

Die Histologie ergiebt bisher keine weitere Analyse über die Thatsache hinaus, dass rings Wimperepithel die Ohrblase auskleidet. Eine macula acustica scheint bestimmt zu fehlen. Die genauesten Angaben macht Garnault über *Cyclostoma*, Bernard über *Valvata*.

Die Autoren leugnen bestimmt jede Spur von Ganglienzellen.

Das Epithel scheint verschiedenen Typen zu folgen:

Cyclostoma hat ein kubisches oder ein niedriges Cylinderepithel, ringsum gleichmässig. Alle Zellen erhalten eine oder mehrere Nervenfibrillen. Das distale Ende enthält feine Vacuolen. Eine geringe Anzahl von Cilien, von denen die mittleren am längsten sind, steht auf der freien Fläche. Ob sie allen Zellen zukommen, bleibt dahingestellt. Die Formunterschiede scheinen unwesentlich.

Hier dürfte sich nach Moore *Tiphobia* anschliessen.

Umgekehrt hat das Ohr von *Valvata* ein flaches Epithel. Von gewöhnlichen Zellen sind eine Anzahl weit grösserer verzweigter Zellen mit sehr grossen Kernen zu unterscheiden. Ihre Ausläufer stossen bis zur Be-

Digitized by Google

rührung zusammen. Sie scheinen in ganzer Ausdehnung der Kapselwand anzuliegen und zwar so, dass diese stellenweise epithelfrei erscheint. Die grossen Zellen scheinen die Sinneszellen zu sein.

Weiter reichen die Untersuchungen nicht. Der Umstand, dass hier die Wimperzellen zugleich Sinneszellen sind, spricht für das gleiche Verhalten bei den Heteropoden.

d. Das Auge.

Die histologischen Einzelheiten s. auf Taf. XXIV.

Ausser dem räthselhaften Mantelauge eines *Cerithium*, das Pelseneer bekannt gab, ohne die Möglichkeit einer näheren Analyse, kommen nur die beiden Kopfaugen vor, deren gelegentliche Verkümmerung oben beschrieben wurde (S. 131)*). Carrière meldet einen Murex erinaceus, der an dem einen Tentakel zwei normale Augen mit getrennten Sehnerven nebeneinander trug. Die Vermuthung, dass es sich um einen regenerirten Fühler handelt, nach Analogie eines gleichen Falles bei einer *Helix*, liegt nahe. Vermehrung der Augen wird ausserdem angegeben von *Patella*, *Emarginula*, *Littorina obtusata* (Germain).

Seit Keferstein's Bearbeitung haben sich eine ganze Anzahl von Forschern mit dem Schneckenauge beschäftigt, speciell Hensen (230), ich, Braun (1371), Fraisse (1511), Carrière (Sehorgane der Thiere), Hilger (231), Grenacher (1512), Patten (163); dazu andere, die gelegentlich allgemeiner morphologischer Arbeiten auch dem Sehorgan genauere Aufmerksamkeit schenkten, Haller (1410, III), Bernard (1343, II), Garnault (1394), Bergh, Bütschli (231), Semper, Bouvier und Fischer (*Pleurotomaria*) u.s.w.

Als wesentlichstes Ergebniss kann wohl gelten, dass das Sehorgan entweder innerhalb der Prosobranchien völlig erworben, oder doch höchstens auf der unvollkommenen Stufe einer mit einem Nerven versehenen pigmentirten Grube von hypothetischen Vorfahren vererbt wurde. Für letzteren Umstand spricht Pelseneer's neueste Arbeit, worin er bei einer Anzahl von Lamellibranchien derartige Augen nachweist. Allerdings möchte man in beiden Fällen vermuthen, dass auch sonst noch innervirte Pigmentflecken bei alterthümlichen Gastropoden der Lichtwahrnehmung dienen möchten, wie die lange für Augen gehaltenen dunklen Epipodialwülste von *Trochus* und Aehnliches. Doch wird vorläufig solche Annahme durch keine praktische Erfahrung gestützt. Dasselbe gilt für ein dunkles Band auf der Oberseite der Haliotisfühler, welches Patten erwähnt. Es ist zu einer Furche eingesunken, z. T. so tief, dass sich die Lippen berühren. Die Rinne wird von hohem Epithel ausgekleidet, das mit dunkelbraunem oder schwarzem Pigment ausgefüllt ist. Damit ist aber die

*) Zu den oben angeführten Formen füge ich noch Arten von *Bythiospeum* und *Paulia*, kleinen Grottenbewohnern, welche Fischer zu den Bythinellen zählt. Litteraturnachweise s. bei L. Germain l. c.

Digitized by Google

thatsächliche Unterlage erschöpft, weder finden sich helle Zellen dazwischen, noch ist die Cuticula besonders umgewandelt, noch liegt ein physiologischer Beweis für die Lichtwahrnehmung vor.

Die Beschaffenheit der ersten Grube, wie sie sich bei Docoglossen findet, ist in ihren Einzelheiten noch nicht mit hinreichender Schärfe bekannt. Als sicher kann gelten, dass der Becher ein aus verschiedenen Zellen zusammengesetztes Epithel enthält. Doch sind die Elemente, aus denen sich das Epithel aufbaut, nicht völlig klar gestellt. Zum mindesten stehen Patten's Angaben für *Haliotis* in manchfachem Widerspruch zu denen seiner Vorgänger, so dass man diese durchweg modificiren muss.

Selbst die einfache Frage, ob man den offenen Becher der Patellen als eine ursprüngliche Stufe (Fraisse), oder als eine Rückbildung (Carrière, Haller) zu betrachten habe, ist nicht klar gestellt. Für das letztere spricht die nächtliche Lebensweise der Thiere, so wie die Thatsache, dass *Lottia*, also eine Armaeide, nach Haller birnförmige, oben verengte Sehgruben hat (1411). Sie sind mit geronnener Masse ausgefüllt; das gewöhnliche Epithel greift auf der Aussenseite tief in den Becher ein.

Das Epithel, das man als Retina (Retineum Patten) zu bezeichnen hat, besteht aus mindestens zweierlei Zellen, die entweder auf normale Epithelzellen und auf einzellige Drüsen, also Becherzellen zurückzuführen sind, oder Modificationen sui generis darstellen. Die ersteren enthalten das schwarze, bez. braune Pigment, die letzteren sind ungefärbt. Beide sind nach Patten, dessen an *Haliotis* und anderen Molluskengruppen gewonnene Resultate Bernard auf *Valvata* übertragen hat, lichtempfindlich, die pigmentirten würden Retinulae heissen, die pigmentlosen Retinophorae. Damit allerdings werden die Ansichten der Vorgänger, wonach die pigmentlosen lediglich secretorische Function hätten, umgestossen. Sub- oder interepitheliale Ganglienzellen kommen natürlich dazu.

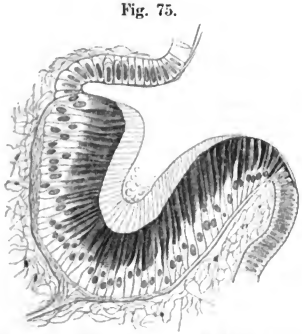
Man vermisst bei dieser Darstellung die Möglichkeit der Rückführung auf normales Sinnesepithel, denn die Retinulae würden entweder den Sinneszellen oder den Stützzellen entsprechen. Nimmt man das letztere an, lässt also gewöhnliche Epithelzellen durch Verbindung mit Nervenfasern sensitiv werden, dann fehlen aber die typischen Sinneszellen. Betrachtet man umgekehrt die Retinulae als eigenartige Sinneszellen im gewöhnlichen, bez. Flemming'schen Sinne, dann vermisst man die Stützzellen. Nicht weniger unsicher oder doch abweichend sind die Abscheidungen. Die eine Auffassung, die namentlich von Grenacher noch vertreten wird, der unglücklicherweise zuletzt mit Patten gleichzeitig publicirte, weist den verschiedenen Zellen verschiedene secretorische Aufgaben zu, die pigmentirten Zellen würden die Stäbchen bilden. Dabei würde wieder ein Unterschied obwalten danach, ob jedes Stäbchen von einer einzelnen Pigmentzelle geliefert wird, oder ob erst mehrere solcher Abscheidungen zu einem einheitlichen Gebilde verschmelzen. Dieses würde den Namen Rhabdom führen, während die Componenten

Digitized by Google

als Rhabdomere zu bezeichnen wären. Im Gegensatz dazu würde die Abscheidung der hyalinen Ausfüllung, des „Emplema“ Grenacher, also des Glaskörpers und der Linse, lediglich den farblosen Retinophoren zufallen, wobei es gleichgiltig sein könnte, ob diese Zellen gleichzeitig sich mit Nervenfasern verbänden oder nicht. Ebenso käme nichts darauf an, ob sich an der Abscheidung auch die vordere gleichmässige Zelllage, die Cornea oder das innere Corneaepithel betheiligte oder nicht. Grenacher hält ihre Mitwirkung für wahrscheinlich, während mir der phylogenetische Hergang bei der Augenbildung eher für das Gegentheil zu sprechen scheint.

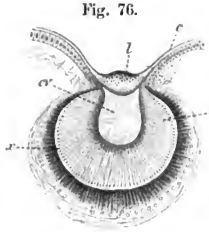
Ganz anders ist die Meinung Patten's. Nach ihm betheiligen sich alle Zellen gleichmässig an der Bildung einer Cuticula, ohne dass man von besonderen Drüsenzellen reden könnte. Die Cuticula, anfangs weich, zerlegt sich durch allmähliche Umwandlung in eine Anzahl verschiedener Schichten, die oberflächlichste erhärtet (unter dem Einfluss des Seewassers!) zur Linse, die darunter liegende bleibt gallertig als Glaskörper, sie nimmt nach unten zu, ohne scharfe Grenze, eine radiäre Structur an, d. h. sie geht in die basal verschmälerten Stäbchen über und hängt hierdurch mit den pigmentirten und pigmentlosen Zellen gleichmässig zusammen. Soweit die Stäbchen noch getrennt bleiben, sind sie Träger eines Nervennetzes und bilden ein Retinidium, doch ist die Grenze gegen den Glaskörper durchaus unbestimmt und verwischt.

Fig. 75.



Auge von *Patella rota* (nach Hilger).

Fig. 76.



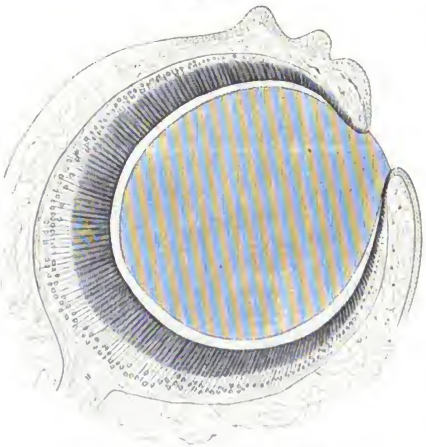
Auge von *Haliotis*.
c Cuticula. *cv* Glaskörper. *l* Linse. *r* Stäbchenschicht (Retinidium). *x* Die geschwollenen Enden der Retinophorae. (Nach Patten.)

Patten steht damit in mehr als einer Beziehung im Gegensatz zu den übrigen Autoren. Von der zweifelhaften Grenze zwischen Retinidium und Glaskörper ganz abgesehen, bleibt der Widerspruch, dass nach Patten bereits auf einer frühen Stufe des noch nicht geschlossenen Auges, das allerdings über die Stufe der halbkugligen Schale hinaus ist, bereits die Trennung der Cuticula in Linse und Glaskörper vor sich gegangen ist, während Hilger auf derselben Stufe, ja bei bereits zum Bulbus geschlos-

Digitized by Google

senem Auge anfangs noch gar keine Differenzirung von Linse und Glaskörper erkannte, sondern nur einen homogenen Glaskörper. Man kann Hilger kaum eine Täuschung zutrauen, wenn er bei *Trochus, Turbo* und *Nerita* das gleichmässige Corpus vitreum vertreten fand, bei allen Monotocardien dagegen eine gesonderte Linse vor demselben. Patten dagegen zeichnet bei dem offenen Auge von *Haliotis* eine besondere Linse, die allerdings noch nicht ganz regelmässig sein soll. Höchstens lässt sich damit Hilger's zweifelhafte Angabe in Einklang bringen, wonach bei *Trochus* eine Andeutung einer das Emplem vorn überziehenden Cuticula vorhanden sein dürfte. Und doch kann auch diese kaum auf eine Linse bezogen werden, da das homogene Emplem seiner Gestalt nach den Linsenantheil mit Sicherheit bereits in sich enthält. Hier sind weitere Aufschlüsse nöthig, nicht nur betreffs der Rhipidoglossen, sondern auch für die offenen Schalen der Docoglossen, von deren Cuticula alles im Zweifel bleibt.

Fig. 77.



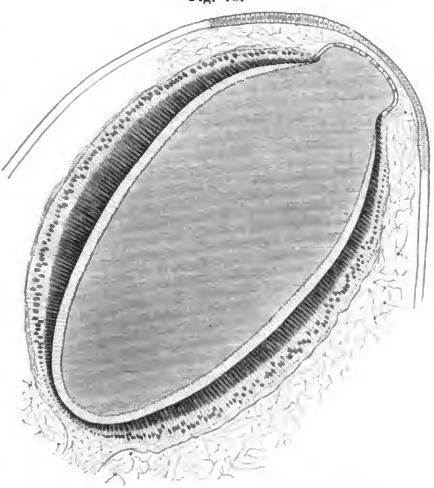
Auge von *Trochus magus* (nach Hilger).

Ebenso unsicher scheinen mir die Uebergangsstufen zwischen der offenen Schale und dem geschlossenen Bulbus. Nimmt man an, dass, nach dem bisherigen Stande der Untersuchungen, bei offnen schalenförmigen Augen auch die Cuticula noch schalenförmig sei, dann kann sich beim Auseinanderrücken der Schalenränder der Schluss entweder so vollziehen, dass anfangs im Innern noch ein Hohl- oder Spaltraum bleibt, der nachträglich erst von Glaskörpermasse ausgefüllt wird, oder so dass der Glaskörper gleichförmig nachquillt und das Innere von Anfang an erfüllt. Carrière würde der ersten Auffassung zuneigen, während Patten meint, dass in seiner Zeichnung der Hohlraum einfach durch Ausfall des Emplems beim Präpariren entstanden sei. Doch auch davon abgesehen scheinen die Bilder noch auf eine andere Zwischenstufe zu deuten, welche bis jetzt meines Wissens keine Beachtung gefunden hat. Man nimmt gewöhnlich an, dass die Ränder der offenen Schale beim Zusammenrücken einfach über einem kugligen oder ovalen Hohlraum sich schliesen. In Patten's Abbildung

Digitized by Google

von *Haliotis* dagegen ist die Linse bereits breiter als die Pupille, d. h. der Raum zwischen den einander genäherten Rändern der Retina. Danach würde nicht die Retina einfach über die Linse weggreifen können, sondern es müssten weiter seitwärts liegende Theile des Epithels herangezogen werden, um die Linse von vorn zu umfassen. So würde dann die Linse beim ersten Schluss des Bulbus anfangs vor der Retina liegen in einem besonderen Abschnitt des Auges. In der That sprechen Hilger's Bilder von Rhipidoglossen, bei denen das Emplem vorn gewissermaassen einen halbkugligen Auswuchs hat, durchaus für eine solche Auffassung. Man müsste also annehmen, dass beim ersten Bulbus die Linse vorn aus dem Glaskörper herausragte und dass sie erst nachträglich weiter in ihn hineingedrückt wurde, so dass der runde Bulbus erst ein zweites secundäres Stadium der Augenbildung darstellen würde.

Fig. 78.



Auge von *Nerita polita* (nach Hilger).

Wenn der Augenbecher sich zum Bulbus schliesst, also vorn die Ränder der Epithelfalte sich berühren und verschmelzen, bildet sich als vordere Begrenzung eine durchsichtige Stelle aus, die Pellucida. Sie besteht aus der äusseren Epithelschicht, darunter liegendem Bindegewebe von wechselnder Mächtigkeit, und der unteren Epithelschicht oder Cornea, welche letztere mithin nichts anderes ist als die vordere Fortsetzung der Retina. Man kann ebenso gut die ganze durchsichtige Stelle Cornea nennen und hat dann von einem äusseren und inneren Corneaepithel zu reden, wie es z. B. Grenacher thut.

Eine Sclera im eigentlichen Sinne kommt nicht zu Stande, wiewohl das Bindegewebe ausserhalb der Netzhaut einen einigermaassen compacten Abschluss des Bulbus bewirkt. Bernard spricht bei *Valvata* einfach von einer Basalmembran. Nur bei den Heteropoden wird die Scheidung von der Umgebung schärfer.

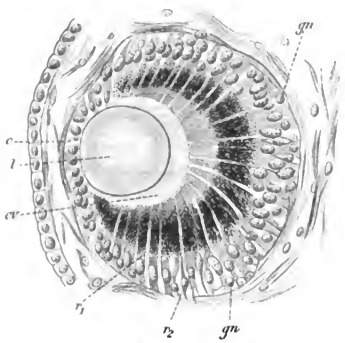
Der Augennerv tritt meist im Hintergrunde des Bulbus ein, wiewohl nicht gerade immer central. Auf einfacherer Stufe, bei *Haliotis* kann

Digitized by Google

die Verbindung zwischen Nerv und Auge nicht nur sehr excentrisch sein, sondern er kann sich bereits in mehrere Aeste auflösen, die einzeln an den Bulbus herantreten und in die Retina übergehen.

Somit haben wir hier eine Uebergangsreihe von der einfachen Pigmentgrube bis zum geschlossenen Bulbus, wie sie in dieser Vollkommenheit wohl einzig im Thierreiche dasteht. Dabei entfernen sich die Heteropoden in mehr als einer Hinsicht so weit vom normalen Schema, dass sie besondere Besprechung heischen.

Fig. 79.



Auge von *Valvata piscinalis*.
c Cornea. *cv* Glaskörper. *gn* Ganglienzellen. r_1 Pigmentzellen der Retina, Retinulae. r_2 Pigmentlose Zellen der Retina, Retinophorae. (Nach Bernard.)

1) Das Auge der Reptantien.

Nach dem Vorhergehenden kann man folgende Ausbildungsstufen unterscheiden:

a. Offene Augenbecher, von der Form weit geöffneter Schalen: Docoglossen.

b. Offene Becher, annähernd geschlossen, mit einfach homogenem Emplem: *Pleurotomaria*, Arten von *Fissurella*, *Haliotis*, *Margarita* (Bergh), *Trochus**).

Hilger, der zwischen diesen Augenformen keinen Unterschied macht, giebt für *Patella* und *Nacella* an, dass an Stelle des Glaskörpers eine fein granulirte Masse da ist. *Haliotis* und *Trochus* haben eine zähe Gallerte, über *Margarita* und *Fissurella rosea* fehlen genauere Angaben. Bei der zweiten Form lässt es derselbe Autor unentschieden, ob das Auge doch nicht vorn geschlossen sei, zwar nicht durch eine Zellschicht, die hier sicher fehlt, aber doch durch eine feine Cuticula.

c. Der geschlossene Bulbus: Alle übrigen, d. h. von den Rhipidoglossen Arten von *Fissurella*, Neriten und *Turbo*, so wie die Monotocardien, von denen bisher untersucht sind: Arten von *Mitra*, *Murex*, *Fusus*, *Euthria*, *Pyrula*, *Columbella*, *Fasciolaria*, *Buccinum*, *Nassa*, *Conus*, *Littorina*, *Valvata*, *Cyclostoma*, *Paludina*, *Crepidula*, *Cerithium*, *Cypraea*, *Strombus*, *Pteroceras*, *Rostellaria*, *Dolium*, *Cassis*, *Cassidaria*, *Triton*.

Von diesen Formen kann man wieder zwei Gruppen bilden, nämlich solche mit einfachem Emplem und solche, bei denen es sich in Glas-

*) Durch einen Druckfehler bei Hilger (231, S. 356) kann der Anschein erweckt werden, als wäre auch *Helicina* hierher zu stellen. Doch bezieht sich das Wort, klein geschrieben, jedenfalls auf *Margarita*, als *M. helicina*. Von *Helicina* ist meines Wissens das Auge noch nicht untersucht.

Digitized by Google

körper und Linse geschieden hat. Nach dem Obigen ist es unentschieden, ob nicht bei der ersten Gruppe sich doch noch ein Unterschied zwischen Linse und Glaskörper herausstellt.

Die Gestalt des Bulbus wechselt je nach Gattung und Art, bald ist sie rundlich: *Conus*, *Cypraea*, *Pyrula* u. a., bald elliptisch und zwar entweder so, dass die grosse Axe mit der Sehaxe zusammenfällt: *Fusus*, *Mitra*, *Nassa*, *Crepidula* etc., oder so, dass sie senkrecht dazu steht: *Eutheria*, *Murex* u. a., bald kegel-, bez. birnförmig mit nach hinten gerichteter Spitze: *Cassidaria*, *Columbella* etc., bald eiförmig: *Triton*.

Die Verschiedenheiten der einzelnen Elemente sind mässig.

α. Die Cornea s. *Pellucida*.

Das äussere Corneaepithel geht continuirlich in das umgebende Körperepithel über, doch so, dass es stets nur aus den gewöhnlichen Epithelzellen besteht, ohne fremde Bestandtheile, Becherzellen etc. Meist sind die Zellen der äusseren Cornea niedriger als das umgebende Epithel, häufig genug aber behalten sie die gleiche Höhe.

Das innere Corneaepithel besteht durchweg aus einer Schicht niedrigen Plattenepithels, deren Kerne die Zellen fast ausfüllen. Die Dicke bleibt sich in der ganzen Fläche gleich, mit scharfem Absatz gegen die Retina.

Das äussere und innere Corneaepithel sind bald bis zur Berührung einander genähert, bald schieben sich Bindegewebszellen dazwischen, ja für *Triton nodiferus* giebt Carrière eine dicke Schicht Bindegewebe und Muskelfasern an, wobei das erstere gegen die innere Cornea eine zellige Lage bildet nach Art eines Endothels.

β. Das Emplem.

Dass auf den alterthümlichen Stufen der offnen Augen, sei es die Schalenform der Docoglossen, sei es die vorn wieder pupillenartig verengerter Retina, wie bei *Haliotis*, die Frage nach der Ausbildung und Zerlegung des Emplems in eine retinidiale Cuticula, einen Glaskörper und eine Linse noch offen ist, wurde erwähnt, so gut wie die Unsicherheit betr. der Linse in den ersten geschlossenen Augen der Rhipidoglossen. Es bleibt fraglich, ob die Linse von dem offnen Becher her ererbt, oder erst von den Rhipidoglossen erworben wurde. Allen Monotocardien scheint sie zuzukommen.

Die Linse liegt stets, im Gegensatz zu älteren Angaben, unmittelbar der Cornea an, wie wohl Garnault wiederum auch vorn einen dünnen Glaskörperüberzug angiebt. Sie sowohl wie der Glaskörper sind beim erwachsenen Thiere stets homogen (wenigstens wenn ohne Reagentien untersucht). Bei jungen Paludinen besteht die Linse aus einer Anzahl concentrischer Lagen, mit radiärer Streifen. Nachher verschwindet indess jede Structur. Bei *Cyclostoma* springt sie leicht durch radiäre Sprünge in drei Stücke. Die Linse ist meist kuglig, bisweilen zusammengedrückt

Digitized by Google

in der Richtung der Sehaxe, auch wohl aus zwei Hälften mit verschiedenem Krümmungsradius zusammengesetzt, doch so, dass die Verschiedenheit nur den Umriss betrifft, nicht das Gefüge. Die Vorderseite ist dann abgeflacht. Der Glaskörper hat eine individuell wechselnde Consistenz; bei manchen *Cyclostoma* z. B. lässt er sich leicht im Zusammhange mit der Linse herauspräpariren, bei anderen zerfliesst er.

Die Thatsache, dass die Linse stets vorn liegt, lässt sich wohl nur so erklären, dass sie zuerst von der Retina abgeschieden wird, worauf die weicheren Schichten des Glaskörpers folgen. Aus solcher Auffassung aber ergiebt sich, dass sich schwerlich die Corneazellen an der Abscheidung des Emplems betheiligen.

γ. Die Retina.

Man kann wohl die Netzhaut in eine Anzahl von Schichten gliedern, die sich von aussen nach innen so folgen:

die Ausbreitung der Sehnerven mit eingelagerten Ganglienzellen,
die Zellschicht der Retinulae und Retinophoren,
die Stäbchenschicht (Retinidienschicht nach Patten).

Alle diese Schichten nehmen vom Augengrunde nach vorn continuirlich an Dicke ab. Nur bei den untersuchten vier *Nerita*-Arten fand Hilger einen hohen Procentsatz, über ein Drittel, wo die seitlichen Theile der Retina am höchsten waren, während sie den Fundus nur als dünne Membran überzog. Stets ist die Netzhaut vorn scharf abgesetzt, sei es bei den offenen Bechern gegen das Epithel der Nachbarschaft, sei es bei dem geschlossenen Bulbus gegen die Cornea. Bei den offenen Augen von *Patella* und *Nacella* ist allerdings die scharfe Abgrenzung beider Epithelien nur an der distalen Seite vorhanden, wo sich die Retinazellen kaum verkürzen und ganz unvermittelt neben denen des Körperepithels stehen. Auf der proximalen Seite dagegen erfolgt der Uebergang allmählich.

Von der Regel, dass die pigmentirte Retina vorn an der Cornea am niedrigsten ist, machen *Turbo* und *Nerita* eine Ausnahme; bei ihnen springt das Vorderende der Retina wulstförmig vor. Das Verhalten kommt dadurch zu Stande, dass einerseits die Augenhöhle an der Peripherie der Cornea etwas eingeschnürt ist, und dass andererseits die in der Nähe der Cornea noch ziemlich langen Retinazellen sich plötzlich verkürzen; nach meiner oben erläuterten Auffassung handelt es sich um eine aus dem Glaskörper hervorragende Linse.

δ. Die Nervenschicht.

Der Sehnerv tritt entweder geschlossen ein, oder er löst sich vorher auf, wie Fraisse für *Haliotis*, Haller für *Crepidula* angiebt.

Den Nervenfasern sind Ganglienzellen in mässiger Anzahl eingelagert. Garnault giebt bei *Cyclostoma* eine gleichmässige Schicht an, während Bernard bei *Valvata* zwei Formen in unregelmässiger Ver-

Digitized by Google

breitung antraf, grössere mit grossen Kernen und viel kleinere. Sie sind multipolar. Nach Garnault haben sie vier bis fünf Fortsätze, die sich reich verzweigen. Hilger zeichnet eine von *Paludina*, welche zwei Fortsätze an Pigmentzellen abgiebt. Haller lässt die Ganglienzellen von *Crepidula* z. T. ausserhalb der Grenzmembran oder Sclera, eine Ganglienzelle kann zwei Sehzellen versorgen, sowie umgekehrt eine Sehzelle zwei Nervenfasern von verschiedenen Ganglienzellen erhalten kann.

ε. Die Zellschicht (Retineum, Patten).

Ich folge zunächst der Beschreibung Patten's von *Haliotis*, die an Genauigkeit alle anderen weit übertrifft und bisher kaum angefochten wurde. Am einfachsten ist die Stäbchenschicht gleich mit hinzuzunehmen, deshalb, weil die Stäbchen die Verlängerungen der Zellen sind und die Nervenfibrillen der Zellen continuirlich auf sie übergehen.

Die Zellen sind, wie gesagt, zweierlei, pigmentirte Retinulae und pigmentfreie Retinophorae.

Die Pigmentzellen sind äusserst lang und schmal, ihr proximales Ende, ein Drittel oder die Hälfte der Länge betragend, ist zu einem hyalinen Bacillus verschmälert. Die längsten Zellen sind die im Fundus. Die Kerne bedingen eine geringe Anschwellung in der mittleren Höhe, bald etwas mehr basalwärts, bald mehr distalwärts. Das distale Ende ist ganz mit intensiv schwarzem Pigment gefüllt, ohne eine helle Axe zu lassen, wie sie von Carrière angegeben war. Das Stäbchen beginnt schmal, um allmählich verdickt und keulenförmig zu enden. Das Pigment der Zelle besteht aus feinen dunklen Körnchen, welche gelegentlich zu derben runden Haufen zusammenfliessen, die Zelle der Breite nach ausfüllend. Die Bacilli, d. h. die basalen Zelltheile, enden proximal in mehreren Fibrillen, die auf der Basalmembran des Auges befestigt zu sein scheinen.

Mehrere von den Pigmentzellen — die Zahl liess sich nicht feststellen, umgeben eine Retinophore, d. h. eine farblose Zelle mit basalem Nucleus. Der Name „Retinophora" würde auf *Haliotis* nicht passen, weil hier auch die Pigmentzellen Retinidien tragen; er würde erst für höhere Formen Geltung haben, bei denen eine Arbeitstheilung eingetreten ist, so dass das nervöse Endnetz sich auf die farblosen Zellen beschränkt. Die Retinophoren sind aus zwei Zellen zusammengesetzt, auf deren Verschmelzung die beiden Nuclei deuten. Der eine von ihnen liegt basal und behält seine gewöhnlichen Eigenschaften. Der andere degenerirt gewöhnlich; bisweilen aber lässt er sich noch deutlich färben und zeigt dann ein homogenes Protoplasma. Er liegt in einer distalen Anschwellung. Zwischen beiden Kernen sind die Zellen oft eingeschnürt, manchmal faserartig verdünnt. Der distale Theil endet in einer Verschmälerung, die mit Granulis angefüllt ist. Dieser Theil ragt etwas über die Pigmentzellen hinaus. Es kommt vor, dass das Aussenende in zwei gesonderte Stücke, bez. Stäbchen sich spaltet, ein Beweis mehr für die Verschmelzung.

Digitized by Google

Die Zellen enthalten ein klares Protoplasma mit verschiedenen Granula, die oft Pigmentkörnchen gleichen. Der Unterschied zwischen Retinula und Retinophoren verwischt sich bisweilen. Unten geht die Retinophore zugespitzt in eine Nervenfaser über. Diese lässt sich in der Axe der Zelle verfolgen, wie sie am basalen Kern vorbeigeht und am Ende zwischen den beiden Stäbchen wieder heraustritt. Andere Nervenfasern begleiten die Retinophore auf ihrer Aussenseite und scheinen an ihrer distalen Extremität zu enden. Sie hängen oft frei von der Zelle weg und zeigen sich dann mit ausserordentlich feinen Fibrillen besetzt. Die besten Präparate erhält man aber, wenn man die Cuticularsubstanz der Stäbchen auflöst. (Härten in 2% Kaliumdichromat durch 24 Stunden, maceriren in 20% Glycerin, dann in stärkeres Glycerin, waschen in Wasser oder Kaliumacetat etc.). Dabei bleiben die Nervenfasern intact. Dann findet man ein halbes Dutzend und mehr Nervenfasern, welche die Zellen begleiten. Sie ragen in langen Festons, wohl von der Länge der Zelle selbst über das distale Ende hinaus. Die Hauptfasern sind breit und deutlich, mit wenig Seitenästen; gegen das distale Ende aber gabeln sie sich, und die Aeste theilen sich immer weiter und verbinden sich untereinander, so dass Myriaden von feinsten Fibrillen ein dichtes Netzwerk bilden. Manchmal zeigte das Netzwerk oder Retinidium noch die Form der Stäbchen, in anderen allerdings war es nach allen Richtungen zerstoben. Genauere Untersuchung ergiebt, dass die feinen Retinidien nicht geschlossen auf die einzelnen Stäbchen der Retinulae und Retinophorae beschränkt bleiben, sondern dass sie continuirlich in einander übergehen. Da die Basen der Stäbchen verschmälert sind, bleiben freie Räume zwischen ihnen, durch welche die Nervenfasern, die an den Retinophoren entlang laufen, hindurchtreten, um nachher in das allgemeine Retinidium aufzugehen. Die farblosen Retinophoren liessen sich niemals mit ihren Stäbchen im Zusammenhang isoliren, wahrscheinlich weil die letzteren sehr hinfällig sind und das Fibrillennetz sie überall dicht mit den Nachbarn zusammenheftet. Das Retinidium geht allmählich in den Glaskörper über, eine scharfe Grenze ist bis jetzt nicht nachgewiesen. Der Glaskörper stösst vorn an die Linse. An der vorderen Begrenzung der Retina gehen alle drei in einander über.

Unsicher bleibt es, wie weit sich der Ausdruck „Ommatidium" bei den Gastropoden anwenden lässt, d. h. wie weit sich das Retineum in einzelne Gruppen zerlegen lässt, die aus je einer Retinophore mit umgebenden Retinulis sich zusammensetzen. Hilger hat Durchschnittsbilder gezeichnet, unter den Prosobranchien von *Buccinum*, bei denen ein Ommatidium aus einer farblosen Retinophora und vier oder fünf pigmentirten Retinulae bestehen würde (231, Fig. 20), ähnlich Haller von *Crepidula*. Wesentlich bleibt es, dass die Retinulae, zum Unterschiede von anderen Thierklassen, auch noch Stäbchen und ein nervöses Retinidium tragen.

Bemerkenswerth scheint mir, dass die anderen Autoren, Hilger,

Digitized by Google

Bernard etc. die Stäbchen als unmittelbare Fortsetzungen der Zellen, namentlich der Pigmentzellen zeichnen, ohne Einschnürung. Nach Bernard haben sie einen kreisförmigen Querschnitt, stossen also nicht direct aneinander. Die Verschmelzung mehrerer Stäbchen zu einem, besonders nach der distalen Seite, welche die Autoren melden, kann recht wohl durch das continuirliche Retinidium erklärt werden. Das Pigment drängt sich besonders an der Oberfläche, so dass in der That eine hellere Axe bleiben kann. Die Kerne der Retinulae liegen im Fundus in mehreren Schichten, bei der dichten Stellung der Zellen. Die Retinophorae haben nach Bernard gleichfalls bei *Valvata* bisweilen die beiden Kerne, die Patten bei *Haliotis* fand. Der Umstand indess, dass ihr distales Ende faserartig schmal ist und so in die Schicht der Retinidien eindringt, würde für eine schärfere functionelle Differenz zwischen Retinula und Retinophora sprechen, wenn nicht manchmal das schmale Ende einer Retinophora sich plötzlich wieder verbreiterte und durch Pigmentaufnahme den Charakter einer Retinula annähme. So scheint in der That auch hier der Uebergang hergestellt.

Pigmentbewegung.

Die neueste Arbeit von Wilcox an *Acmaea fragilis* weist einen offenen Augenbecher nach wie bei *Patella;* die Retina enthält zweierlei Zellen, helle und pigmentirte. Die dicke Cuticula besteht aus Stäbchen. Die Grube kann weit offen stehen, sie kann, durch Druck der Nachbarorgane, bis zum Schwinden des Hohlraums verengert werden, indem sich die freien Enden der Stäbchen bis zur Berührung aneinanderlegen. Den letzteren Fall betrachtet Wilcox als Dunkelstellung, weil hier das Pigment auch im unteren Theil der Zellen vorhanden war, während sich's bei offenem Becher auf den distalen Abschnitt beschränkt. Wenn wir auch den ersten Anfang von Pigmentwanderung damit vor uns haben, so sollte man doch wohl in Dunkelheit eher eine weit offene Grube erwarten.

2) Das Auge der Heteropoden.

Das Sehorgan der schwimmenden Kielfüsser ist von dem der Bodenschnecken nicht nur in der Grösse, sondern noch mehr in der morphologischen Ausbildung so verschieden, dass es in mehr als einer Beziehung schwer hält, den phylogenetischen Zusammenhang zu construiren, selbst wenn man der Hypothese die Zügel schiessen lässt. Es ist alles anders geworden, Umfang, Form, Beziehung zu den umgebenden Organen, Ausbildung der Retina, selbst das Emplem in manchen Fällen.

Die Grösse geht wohl über $^1/_2$ cm hinaus, was in Anbetracht des geringen Körperumfanges so viel sagen will, dass es die Cerebralganglien um das Zehnfache an Volum übertrifft.

Ein solches Organ hat natürlich die Aufmerksamkeit der Forscher in hohem Maasse gefesselt; ich nenne als wichtigste Autoren nur Krohn, Leydig, Huxley, Gegenbaur, Leuckart, Hensen,

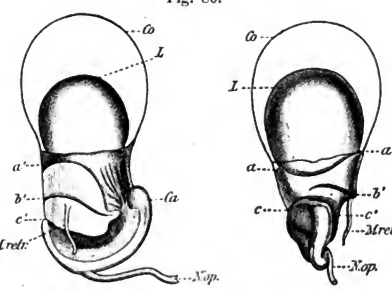
Digitized by Google

M. Schultze, Grenacher. Leider fehlt die letzte vergleichende Ueberarbeitung, welche die bisher in den Beschreibungen bestehenden Gegensätze prüft und ausgleicht. Der Hauptgrund liegt, nach Grenacher, in der Schwierigkeit, die völlig isolirt in der Thierreihe dastehenden Befunde der Retina zu deuten.

α. Die Form.

Nur der vordere Abschnitt, die Cornea, behält die normale Gestalt und zwar meistens die einer Halbkugel. Darauf folgt ein verlängert cylindrischer oder konischer Theil, das proximale Ende ist mehr oder weniger lang, schmal, kahnförmig, wobei der Kahn einerseits aufgebogen und abgerundet ist, andererseits in einen langen Schnabel ausläuft. Dazu kommt noch eine Compression des cylindrischen Mittelstücks, die nach unten zu sich steigert. Man kann eine Aehnlichkeit mit einem Eulenauge erkennen, doch unter starker Neigung zu Unregelmässigkeiten. Bei *Atlanta*, *Pterotrachea coronata* und *Firoloides* ist die Form des Auges im Ganzen noch am wenigsten auffallend. Das Mittelstück hat hier die Gestalt eines mässig abgeplatteten Cylinders und geht an seinem unteren Ende in einen schuh- oder nachenförmigen Grundtheil über. *Pterotrachea frederiziana* und *mutica* haben ein kegelförmiges Mittelstück mit weit abgestutztem Vorderende und einen breiten, bogenförmig gekrümmten Grundtheil, der am vorderen Ende einen weit vorspringenden Schnabelfortsatz bildet. Bei *Carinaria* verlängert sich der Grundtheil leistenförmig an beiden Enden bis zur Cornea und ist dergestalt nach innen gekrümmt, dass sein Querschnitt die Conturen einer concav-convexen Linse mit stark gebogenen Rändern zeigt. Von der Seite sieht ein Atlanta-Auge fast dreieckig aus mit nach hinten gewendeter Spitze.

Fig. 80.



Linkes Auge von *Pterotrachea coronata*. Links von der Dorsalseite, rechts vom äusseren Rande. *a*, *a'*, *b*, *b'*, *c*, *c'* stärker pigmentirte Streifen. *Ca* Carina. *Co* Cornea. *L* Linse. *M.retr* Retractor. *N.op* Nervus opticus. (Frei nach Grenacher.)

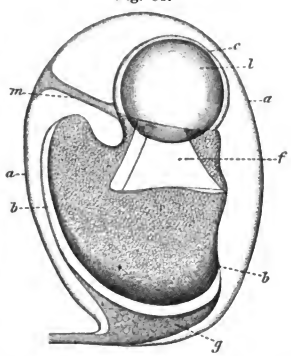
β. Beziehungen zu den Nachbarorganen.

Im Gegensatz zu den Reptantien ist das Heteropodenauge von einer soliden Sclera umschlossen und von der Nachbarschaft losgelöst, wie unser Bulbus. Es liegt in einem als Augenblase bezeichneten Blutraum,

Digitized by Google

der mit der Leibeshöhle communicirt. Befestigt wird es durch den Nerven und durch Muskeln. Beide Blasen stehen bei *Atlanta* so nahe bei einander, dass sie nur einen schmalen Raum zwischen sich lassen. Fast über der Mitte des Auges sitzt bei derselben Schnecke nach Gegenbaur im äusseren Epithel ein warzenförmiger Hügel, welcher aus durchweg hellen, das Licht stark brechenden Zellen besteht, von unbekannter Bedeutung. Uebrigens bildet dieses äussere Epithel durchweg über der Augenblase eine stumpfkonische oder rundliche Vorwölbung. Nach Leuckart ist an Stelle jenes Hügels die Vorderfläche der Vorwölbung vielmehr grubenartig eingedrückt und von einem ringförmigen Vorsprung eingefasst, so dass eine Art Conjunctiva zu Stande kommt.

Fig. 81.



Auge von *Atlanta*.
a Augenkapsel. *b* Carina. *c* Cornea. *f* Fenster. *g* Ganglion. *l* Linse. *m* Muskel. (Nach Gegenbaur.)

Die Augenkapsel ist nach Leuckart von der Muskelhülle der Leibeshöhle ausgekleidet, nur vorn fehlt die Musculatur, also ähnlich wie bei den Reptantien. Man hat in dieser Stelle offenbar deren Pellucida zu erkennen, wenigstens deren Bindegewebsantheil und das äussere Corneaepithel. Die Wand der Augenblase ist nach Gegenbaur eine structurlose Membran.

Die Musculatur des Bulbus beschreibt Leuckart von *Pterotrachea*. Ein kräftiger Protractor setzt sich an den vorderen Rand des Bulbus an der Verbindungsstelle zwischen der Cornea und den Schnabelfortsatz des Augenrandes an, wo sich ein eigener blattförmiger Processus muscularis entwickelt hat. Er besteht aus einem breiten Bande paralleler Fasern, die sich am peripherischen Ende trennen und einzeln am Hautmuskelschlauche befestigen, nachdem sie vorher dem Stamm des einen Augenmuskelnerven Durchtritt gewährt haben. Der Muskel zieht den Augengrund nach vorn, wobei sich die Cornea nach hinten kehrt. Ein zweiter schwächerer Protractor inserirt sich am Schnabelfortsatz des Augengrundes selbst und verläuft fast parallel mit der Längsaxe des Auges, während der erste dazu fast senkrecht steht. Als Antagonisten wirken zwei schwächere Retractoren, die gleichfalls verschiedene Richtung einhalten, aber beide am buckelförmigen Fortsatz des Augengrundes sich anheften. Dazu kommt noch ein Muskelnetz, welches hinten dem Augengrund aufliegt und dessen Elemente sich andererseits im Hautmuskelschlauche verlieren, nach Gegenbaur eine Anzahl feine Fasern.

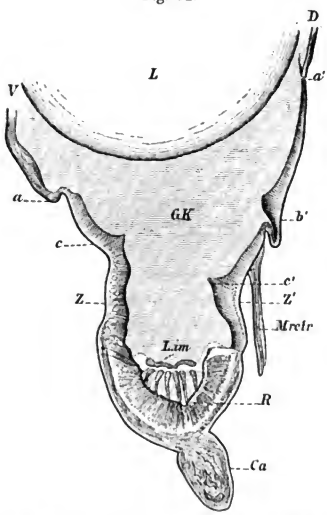
Bei *Atlanta* entspringen nach Gegenbaur um den grössten Querdurchmesser des Bulbus zahlreiche kleine Muskelfädchen, meist einfach,

Digitized by Google

oft verästelt, die gerade die Höhle der Augenkapsel durchsetzen und sich an entsprechender Wandstelle anheften.

Durch diese Musculatur wird eine ausserordentlich freie Bewegung des Auges ermöglicht, die einen hohen Grad von Willkür zu verrathen scheint. Nicht nur, dass das Auge fast um alle seine Axen mehr oder weniger vollständig gedreht werden kann, sondern die Bewegungen beider Augen erfolgen unabhängig von einander, so dass etwa die Axe des einen Bulbus nach vorn gerichtet ist, während die des anderen gleichzeitig nach oben, oder unter rechtem Winkel nach aussen sieht.

Fig. 82.



Längsschnitt durch die hintere Augenhälfte von *Pterotrachea*, senkrecht zur Carina. *D* dorsal, *V* ventral. *a*, *a'*, *b*, *c*, *c'* stärker pigmentirte Streifen. *Ca* Carina. *G.K* Glaskörper. *L* Linse. *Lim* Membrana limitans. *M.retr* Retractor. *R* Retina. *ZZ'* Zellen unbekannter Funktion in der Costalregion (nach Grenacher).

γ. Die Hülle des Bulbus, Sclera und Cornea.

Die freie Loslösung verlangt eine festere Umgrenzung des Bulbus. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sie durchweg bindegewebiger Natur ist. In der vorderen Hälfte ist die Hülle fibrös, mit eingelagerten Kernen, kann also, in analogem Ausdruck, als Sclera bezeichnet werden. Die hintere Hälfte dagegen scheint nur von einer mehr oder weniger derben Cuticula umschlossen zu werden, die sich auch auf den Opticus fortsetzt. Die Grenze zwischen beiden dürfte hinter der Linse liegen, wiewohl Uebergang und Umbildung nicht festgestellt sind. Statt Cuticula könnte man wohl besser Intercellularsubstanz sagen.

Vor der Linse wird die fibröse Membran, hier natürlich völlig hyalin, von einem einschichtigen, flachen Epithel ausgekleidet, das als Cornea oder inneres Corneaepithel zu gelten hat. Den Reptantien gegenüber hat sich die Pellucida offenbar in zwei Schichten getrennt, die äussere Körperhaut, eine Epithelschicht, von Bindegewebe unterlagert, und die Cornea, eine Bindegewebsschicht, von Epithel unterlagert.

Falten der Sclera an der Seite, die den vorderen Abschnitt teleskopartig über den hinteren stülpen, wie es Grenacher abbildet, beruhen wohl auf geschrumpftem Materiale.

Digitized by Google

δ. Das Emplem.

Den Reptantien entspricht auch hier Linse und Glaskörper, nur dass beide etwas vollständiger sich herausbilden. Die grosse kugelige Linse ist weniger tief in das Corpus vitreum eingesenkt; beide sind ebenso structurlos wie dort. Allerdings ist der Glaskörper am Rande concentrisch geschichtet wie Grenacher sagt, aber die Schichten haben eine deutliche Beziehung zu den Pigmentzellen (s. u.).

Dazu können aber noch zwei besondere Theile kommen; der eine als Limitans findet sich immer im Fundus, als eine Membran zwischen Glaskörper und Retina, von der unten die Rede sein soll. Der andere liegt vor der Linse und kommt nur einigen Formen zu, *Pterotrachea hippocampus* und *Firoloides*. Bei diesen stösst die Linse also nicht an die Cornea, sondern es bleibt eine vordere Augenkammer, von der Gestalt einer stark gekrümmten concav-convexen Linse. Sie wird erfüllt von einem hyalinen Meniscus, den Leuckart als Sammelkörper bezeichnet. Auffallenderweise ist er nicht homogen, sondern aus Zellen zusammengesetzt, deren Kerne nach Leuckart in resistente, stäbchenartige Gebilde umgewandelt sind.

ε. Die zellige Auskleidung und der Sehnerv.

Vorn würde hierher zunächst die Cornea gehören. In allmählichem Uebergange schliesst sich die Membran an, die man als Retina bezeichnen müsste, wenn nicht durch verschiedene Arbeitstheilung ihre einzelnen Abschnitte verschiedene, wenn auch bisher noch keineswegs durchweg, geklärte Functionen übernommen hätten. Als Retina muss mit Bestimmtheit die Ausfüllung des schmalen Fundus gelten, während es mir fraglich erscheint, wieweit Nerven und Nervenenden auch auf die seitliche Auskleidung, die des Mittelstückes, von hinten her übergreifen. Man kann wohl, in entfernter Analogie, diese Seitentheile als Chorioidea aufführen. Auch in ihr kommen merkwürdig verschiedene Regionen vor, welche theils auf der Länge ihrer Zellen, theils auf der Pigmentvertheilung beruhen. Ich folge in der Hauptsache Grenacher.

Die Auskleidung des Mittelstücks (Chorioidea).

Das einschichtige Epithel der seitlichen Auskleidung ist mit Pigment imprägnirt. Das Auge im Ganzen erscheint roth, das Pigment im Einzelnen rothbraun oder violett. Doch ist seine Anhäufung sehr verschieden stark theils nach den Regionen, theils nach den Individuen schwankend. An derselben Stelle, die bei dem einen Thiere gefärbte Zellen enthält, stehen bei anderen farblose, die sich im Uebrigen von jenen nicht weiter unterscheiden. Namentlich in einem nicht völlig geschlossenen Ringe von sehr wechselnder Breite an verschiedenen Stellen, dem sog. Fenster, fehlt das Pigment vollständig. Es beginnt auf der Dorsalseite des Mittelstücks bei *Pterotrachea* da, wo der Schnabel des Kiels sich gegen das-

Digitized by Google

selbe zurückkrümmt. Seine vordere Begrenzung bildet gleich einen mächtigen Bogen nach vorn, so dass sie in der Mittellinie der dorsalen Augenfläche fast an die Cornea-Einschnürung heranreicht. Nach der Seite geht sie wieder weiter zurück, um sich auf der Unterseite des Bulbus noch einmal bogenförmig, aber nicht so weit wie oben, nach vorn auszubuchten. Die hintere Begrenzung ist einfacher, sie folgt im Allgemeinen den etwas unregelmässigen Umrissen des kahnförmigen Augenrandes.

Die dorsale Seite des Fensters ist durch eine dunkle, schmale, intensiv pigmentirte Linse, die Stria opaca Hensen's, ausgezeichnet. Sie entspringt in dem Winkel des Fensters unweit des Kielschnabels und läuft nach dem lateralen Rande, über den sie noch etwas hinübergreift, um dann frei zu endigen.

Vorn an der Cornea liegt ein niedriges, dunkles Epithel. Weiterhin verschwindet theils das Pigment, theils verlängern sich die Zellen. Am vorderen Rande des Fensters beginnen niedrige, nach hinten rasch wachsende Epithelzellen ohne Pigment; auf der Dorsalseite zeigt die Stria eine schmale, aber nach innen relativ stark vorspringende Verdickung aus pigmentirten Zellen gebildet, hinter welcher wieder viel dünnere und pigmentfreie Partien gelegen sind. Hensen hat die verdickten Stellen mit verlängerten Zellen als Costae bezeichnet. Für eine Trennung einer Costa superior und inferior jederseits liegt nach Grenacher allerdings kein hinlänglicher Grund vor. In der Costalregion sind, unten reicher als oben, noch andere merkwürdige Zellen eingelagert (s. u.).

Nach hinten von der Costalregion verdickt sich die Augenwand bedeutend, plötzlich auf der Dorsalseite, allmählich auf der ventralen. Die Costalzellen der ventralen Seite wachsen nämlich nach hinten zu etwa um die Hälfte ihrer Länge, während sich die dorsalen um den gleichen Betrag verkürzen.

Die Retina.

Was ältere Beobachter, wie Leuckart, von einzelnen Elementen, Zellen und Stäbchen, sahen, hat nur sehr bedingten Werth, selbst M. Schultze's Deutung der Stäbchen erscheint Grenacher verfehlt, und die fünf Schichten, in welche Hensen die Netzhaut gliedert, lassen sich bei genauer Analyse nur zum Theil in den wirklichen, abweichenden Verhältnissen wiederfinden.

Die Retina füllt den kielförmigen Augengrund vollkommen aus, so dass also ihre vordere Grenzfläche, die Membrana limitans plan oder auch wenig concav herüberzieht. Es sind zu unterscheiden die Retinazellen, deren distale Enden zu Stäbchensockeln werden und weiterhin in abweichender Zusammenfügung zu Stäbchen, die der Retina eingelagerten Bildungszellen der Limitans und der Opticus, der den Kiel selbst einnimmt und durch nesterweise eingelagerte Nervenzellen zu einem Ganglion wird.

Digitized by Google

Zunächst ist, der Configuration des Auges gemäss, die Oberflächengestalt der Retina auffällig, sie ist ein schmales Band, dessen Länge die Breite um das Zehnfache übertrifft. Dieses Band aber stellt nicht einmal einen Theil einer Kugelschale dar, wie sonst im Thierreich, sondern eine Rinne. Der Krümmungsradius des Bandes ist etwa acht- bis zehnmal so gross als der der Rinne. Indess ist der Einfluss der Rinnenform weniger schädlich für die Projection des Bildes, als die Rinne selbst die percipirenden Elemente enthält, deren Niveau mit den Rändern der Rinne ziemlich eben abschneidet.

Die Retina zerfällt in ihrer ganzen Länge in zwei durch eine Spalte getrennte Hälften, eine etwas grössere ventrale und eine kleinere dorsale. Die Spalte greift von der Limitans aus tief, fast bis zu den Opticusfasern hinunter. Sie theilt also auch die Stäbchen in zwei Gruppen. Diese sind nämlich in Reihen gestellt, vier Reihen liegen ventral, zwei dorsal von der Spalte, der sie parallel ziehen. Die Stäbchenreihen kehren ihre freien Ränder von der dorsalen und ventralen Seite gegen einander. Wieweit die Spalte im Leben klafft, bleibt allerdings bis jetzt unklar.

Die cylindrischen Retina- oder besser Stäbchenzellen stehen radiär zur Längsaxe. Während die im Fundus unter der Spalte ziemlich gerade nach vorn ziehen, krümmen sich die seitlichen je weiter nach vorn, desto stärker, bis endlich die an die costale Pigmentregion stossenden einen S-förmig gekrümmten Doppelbogen beschreiben. Immer ist dabei der vorderste, distale Theil, welcher dem Licht ausgesetzt ist, nach vorn gekehrt.

Basale Hälfte der Retinazellen.

Der proximale, kernführende Theil der Retinazellen bildet die eigentliche compacte Masse der Retina und bedingt ihre Rinnenform. Er endet distalwärts an einer sehr feinen Haut, der „Grenzmembran", welche mit der Limitans nicht zu verwechseln ist. (Die Ausdrücke sind nicht allzu glücklich gewählt.) Die Grenzmembran ist von dichtem Pigment fast völlig verdeckt und wird nur unter der Retinaspalte einigermaassen deutlich. Die Membran ist über jeder Zelle durchbohrt, um deren distales Ende, den Stäbchensockel, durchtreten zu lassen. Unter der Membran enthalten die Zellen dichtes braunes Pigment, das nur ausnahmsweise auch durch dieselbe hindurchtritt. Weiter unten liegt der ovale Kern. Auffallend ist eine Längsstreifung, welche M. Schultze Nervenfasern vortäuschte. Sie hängt zusammen mit einer basalen Theilung der Zelle, ähnlich den Retinulae der Reptantien. Zumeist gabelt sich das untere Ende, so dass die Zelle auf einem Bündel von Nervenfasern reitet. Die beiden Hälften spalten sich weiter und weiter, bis endlich die Radiculae, wie Grenacher diese Fasern nennt, sich in der Sclera befestigen. Die Verzweigung unterliegt ähnlichem Wechsel, wie bei jenen Retinulis. Unsicher bleibt nur die Fortsetzung dieser basalen Radiculae auf den eigentlichen Zellleib. Das Bild, als ob die Faserung sich auf die Zellmembran beschränkte, wird widerlegt durch Querschnitte. Hier sieht

Digitized by Google

man bald den Protoplasmaleib rings von der Membran zurückgezogen und auf einen Axenstrang beschränkt, der aber durch radiäre Plasmabrücken mit einer unter der Membran verbleibenden plasmatischen Rinde verbunden ist, so dass also gewissermassen ein Cylinder hohler Röhren die Zelle durchsetzt, bald ist die Zelle im Innern hohl, und das Protoplasma, ebenfalls mit Radiärstreifung, liegt als dicker Ring unter der Zellwand, bald endlich, in den distalen Enden, ist die Zelle gleichförmig von Protoplasma ausgefüllt, das noch feine punktartige Fibrillenquerschnitte erkennen lässt. Uebrigens ist die Gestalt der Zellen nicht streng cylindrisch, sondern distal konisch verjüngt, unter der Retinaspalte schwellen sie mit der Aussenhälfte sogar krugartig an.

Stäbchensockel.

Die distalen Enden der Retinazellen, von der Grenzmembran nach dem Glaskörper zu, nennt Grenacher Stäbchensockel, lediglich um den Vergleich mit entsprechenden Gebilden der Cephalopodenretina aufrecht erhalten zu können, nicht weil der Ausdruck sich für die Heteropoden von selbst bieten würde. Sie stellen längere und kürzere, meist prismatisch comprimirte Körper dar, die von der Grenzmembran sich erhebend gegen die Höhlung des Bulbus hin unter einer oder weniger ausgesprochenen Biegung leicht convergiren. Ihre Hülle ist zarter als die der kernführenden Abschnitte, auch zeigen sie eine allerdings schwächere Längsstreifung. Die Sockel gruppiren sich, entsprechend den Stäbchen, in sechs Längsreihen. Zu je einem Stäbchen des Querschnitts gehören sämmtliche hinter ihm liegende Sockel, die in demselben Querschnitt sich befinden. Die freien Enden der Sockel, die mit den Stäbchen einen spitzen Winkel bilden, sind der Retinaspalte zugekehrt. Die Sockel eines Stäbchens, es dürften sechs bis acht sein, liegen also übereinander, das basale ist das kürzeste, die folgenden nehmen continuirlich an Länge zu. Das Pigment tritt nur in lockeren Zügen in die Sockel ein. Ob verschiedene Intensität der Belichtung im Leben Umlagerung des Farbstoffs bedingt, ist unbekannt.

Stäbchen.

Bei der völlig abweichenden Bildung der Stäbchen meint Grenacher, dass Hensen die Stäbchensockel dafür gehalten habe. Der einzige, der sie vorher sah, war M. Schultze, doch gelang es ihm nicht, das wahre Verhältniss zu den Retinazellen, die er als Stäbchenfasern bezeichnete, zu erkennen.

Jedes Stäbchen wird von einer Anzahl von Zellen oder Stäbchensockeln als deren cuticulare Endabscheidung erzeugt, das Exceptionelle liegt aber darin, dass die einzelnen Componenten nicht neben einander liegen und, wie die Rhabdomere zum Rhabdom, der Länge nach verschmelzen, sondern dass die einzelnen Theilstücke über einander gelagert sind. Dabei sind sie so innig verlöthet, dass sie in keiner

Digitized by Google

Weise mehr an fertigen Stäbchen als solche erkannt werden können. Maassgebend aber ist das Verhältniss zu den Sockelenden. Jedes Stäbchen ist stark lichtbrechend und in feine Plättchen geschichtet. Diese Plättchen blättern sich gegen die Sockelenden etwas auf, so beweisend, dass hier, an der Bildungsstätte, die Verlöthung noch am wenigsten innig ist.

Die Höhe der Stäbchen wird bestimmt durch den Abstand zwischen Grenzmembran und Membrana limitans, so dass sie also in den beiden äusseren von den sechs Reihen niedriger sind, als in den mittleren. Ihre Breite ist viel bedeutender als ihre Dicke; sie nimmt von der Basis gegen die Limitans zu, namentlich bei den beiden äussersten Reihen gelegentlich. Die Dicke ist nicht immer ganz gleich, wie überhaupt der Umriss etwas unregelmässig sein kann. Als Schema kann man ein Parallepiped zu Grunde legen, dessen Höhe weitaus überwiegt, während die Dickendimension sehr zurücksteht. Die Anordnung lässt jede Stäbchenreihe, von oben gesehen, wie eine Claviatur erscheinen. Dabei ist es aber auffällig, dass diese Claviatur nicht geradlinig durch die ganze Länge der Retina verläuft. Vielmehr hat jede Claviatur eine Ausbeutung gegen einen excentrisch gelegenen Punkt der Retinaspalte hin. Sie ist stärker bei den vier ventralen Reihen als bei den beiden dorsalen. Das physiologische Verständniss für die Abweichung fehlt zur Zeit vollkommen.

Die Innervirung.

In der Carina des Augengrundes, namentlich an der dorsalen Seite, sind Ganglienzellen eingelagert von mässiger Grösse und von verschiedener Gestalt. Von hier strahlen die Nervenfaserzüge aus, welche eine Schicht ausserhalb der Retina bilden. Zwischen dieser Nervenfaserschicht und der cuticularen Sclera liegt noch eine feine Schicht, welche Grenacher als Reticulum bezeichnet. Der Kiel oder die Carina wird, wie er mit Hensen übereinstimmend fand, von unregelmässig geformten Spalträumen durchzogen, deren Lumen von zarten, ebenfalls unregelmässigen Bälkchen durchsetzt wird. Die Spalten sind Blutsinus, gelegentlich mit amöboiden Blutzellen.

Grenacher behauptet im Gegensatz zu Hensen und M. Schultze, dass jede Retinazelle von einer einzigen Nervenfaser versorgt wird, die gerade an der basalen Gabelungsstelle von unten her eintritt. Es erscheint aber selbstverständlich, dass das Reticulum, das sich auf den Umkreis der Retina beschränkt, ohne mit der Nervenfaserschicht weiter nach vorn zu dringen, der „Sternzellenschicht" Hensen's entspricht, ohne dass sich Grenacher mit dessen Darstellung befreunden könnte. Freilich bleibt es auch jetzt noch unsicher, welcher Gewebsform es angehört, ob es nervöser Natur ist oder bindegewebiger, vermuthlich das letztere. Es besteht aus einem engmaschigen, wenig deutlichen feinen Netzwerke von Fasern, das von gröberen und feineren Körnchen durchsetzt ist, mit den durchtretenden Radiculis der Retinazellen gleichzeitig dicht verfilzt.

Digitized by Google

Die Membrana limitans und ihre Bildungszellen.

Die Limitans (Hensen's Membrana homogenea) liegt den Stäbchen dicht auf und trennt sie vom Glaskörper. An den Rändern ist sie relativ dick angeschwollen, in der Mitte membranartig verdünnt. Sie ist von starker Lichtbrechung, structurlos, nur unter dem Einfluss von Reagentien körnig gefärbt.

Auf der retinalen Seite weist sie eine eigenthümliche, aus Längslinien bestehende Zeichnung auf; zwischen ihnen kommt noch eine aus viel feineren Linien gebildete Querstreifung, an verschiedenen Stellen verschieden stark ausgeprägt, zur Ansicht. Die Längslinien machen die Ausbuchtung der Stäbchenreihen (s. o.) mit. Die Längslinien rühren von stärkeren und schwächeren Leisten her, die den Stäbchenreihen in der Weise entsprechen, dass je eine Leiste vor dem Stäbchenrand sich ein wenig einsenkt. Die Längsstreifung kommt also von den Stäbchenreihen, die Querstreifung von den Stäbchen und Sockeln.

Von der Limitans sieht man oft sehr zarte Fasern abgehen, welche in den Spalten zwischen je einer Stäbchenreihe und den Sockeln der nächsten Reihe eindringen; allerdings sind sie bei ihrer Zartheit schwer und nicht über die Basis der Stäbchen hinaus zu verfolgen. Trotzdem glaubt Grenacher ihre Herkunft zu kennen.

Zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen nämlich liegen nahe der Pigmentzone zarte spindelförmige Zellen, mit einem deutlichen Kern und einer undeutlichen Membran, die Limitanszellen, welche vermuthlich die Limitansfasern und damit die Limitans liefern. In der dorsalen Hälfte bilden sie eine ununterbrochene Reihe von der Retinaspalte bis zum Pigmentepithel; in der ventralen dagegen löst sich die Reihe auf in kleine Gruppen von ganz constanter Lage; sie liegen stets in der Verlängerung des freien Randes der Stäbchen, d. h. also unter den beschriebenen Limitansfasern. In der dorsalen Hälfte freilich ist der Zusammenhang zwischen Limitanszellen und -fasern zur Zeit noch unklar.

Betreffs der zwischen der vierten und fünften Stäbchenreihe herunterziehenden Limitansfasern war es unentschieden, ob sie mit Zellen zusammenhängen, welche in der Retinaspalte liegen, oder mit solchen, die zwischen die Retinazellen eingestreut sind. Doch war das erstere wahrscheinlich.

Die Retinaspalte zeigt auf Querschnitten einen fein granulirten Inhalt, in welchem kleine Zellen mit deutlichen Kernen sich finden; sie setzen sich meist in radial nach oben und unten auslaufenden Fasern fort, sind aber wegen ihres welligen Verlaufs nicht weit zu verfolgen. Die Ausfüllungsmasse besteht in der Nähe der Grenzmembran aus Pigmentkörnchen, im Uebrigen aus Fibrillen. Sie durchziehen ausser den von den eingelagerten Zellen ausstrahlenden Fasern die Spalte der Länge nach und scheinen mit einem Fasergeflecht zusammenzuhängen, das die

Digitized by Google

Retinazellen mit einem ihrer Querkrümmung concentrischen Bogen durchzieht. Grenacher nennt sie Circulärfasern. Sie laufen in der Höhe der Limitanszellen dem Pigment parallel. Alle diese Fasern sollen zum Bindegewebe gehören.

Die Costalregionen.

Die Nervenfaserschicht, ohne unterlagerndes Reticulum, lässt sich nach vorn noch eine Strecke weit verfolgen, dorsal etwa den vierten Theil, ventral zwei Fünftel des Abstandes zwischen Retina und Linsenumfang. Vor dieser Stelle ist das Epithel ein einfaches Pigmentepithel, dahinter dagegen weist es noch besondere merkwürdige Zellen dazwischen auf.

Auf der ventralen Seite geht die Pigmentzone der Retina ohne besondere Krümmung in die der Costa über, auf der dorsalen dagegen beschreibt sie einen ziemlich stark einspringenden Bogen.

Das Pigmentepithel besteht aus langgezogenen Zellen, deren oberes Drittel mit schwarzbraunen Körnchen erfüllt ist. In nächster Nachbarschaft der Retina sind sie so verlängert, dass die unteren zwei Drittel sich fadenartig verdünnen. In der ventralen Costalregion bleiben sie durchweg so, in der dorsalen gehen sie bald in die gewöhnliche Prismenform über. Basal zerfallen sie in viele Fasern (Radiculae), mit denen sie sich in der Sclera inseriren.

Die erwähnten merkwürdigen Zellen, welche sich noch hier einlagern, möchte ich „keulenförmige Zellen oder Keulenzellen" schlechthin nennen. Grenacher vermeidet einen Namen, wegen der Unsicherheit der Deutung. In der ventralen Region sind sie viel grösser als in der dorsalen, auch gestreckt kolbenförmig, während die der dorsalen mehr rundlich sind. Näher untersucht wurden die ventralen. Sie bestehen aus granulirtem pigmentfreien Protoplasma mit grossem Kern; regelmässig ist darin am distalen Ende eine grössere (selten mehrere kleinere) rundliche, tropfenartige, homogene, blasse Secretmasse. Sie erreichen das obere Niveau der Pigmentzellen nicht ganz, diese schlagen sich vielmehr über ihnen zusammen. Diese Zellen verbinden sich an ihrem zugespitzten Ende mit je einer Nervenfaser, sie kommen vor, so weit am Mittelstück die Nervenfaserschicht reicht. Umgekehrt wurde keine Innervirung der Pigmentzellen gefunden. Die Bedeutung dieser Keulenzellen macht Grenacher viele Schwierigkeiten. Sie haben das Aussehen von Drüsenzellen und man könnte ihre Nervenfasern mit einigem Zwange für trophische halten; doch weiss man nicht, wozu das Secret dienen soll; der Glaskörper wird sicher von den Pigmentzellen gebildet; die Linse liegt viel zu entfernt. So bleibt doch wohl nichts übrig, als den Keulenzellen eine sensitive Function zuzusprechen. Ich gestehe, dass sie mir den Sinneskolben in der Haut der Aplacophoren wohl verwandt erscheinen. Nur müssten sie wohl im Bulbus in irgend einer Beziehung zum Lichte stehen.

Digitized by Google

3) Vergleichende Bemerkungen.

Trotz der grossen Verschiedenheit in den Auffassungen und Feststellungen von Patten und Grenacher an Reptantien und Heteropoden lassen sich doch einige Punkte wohl auf einander beziehen, wodurch allerdings andere in um so stärkeren Gegensatz treten.

Bei den Heteropoden vollzieht sich ein deutlicher Uebergang zwischen den Corneazellen, den niedrigen vorderen Pigmentzellen, den pigmentlosen des Fensters, den langen Pigmentzellen der Costalregion und den Retinazellen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Pigmentzellen und die Retinazellen den Retinulae der Reptantien entsprechen, ebenso dass sie sich allmählich aus dem indifferenten vorderen Epithel herausbilden. Zweifelhaft dagegen ist die Stelle, von der an diese Umbildung vollendet ist, sowie die Betheiligung an der Lichtperception, an Stäbchen und Retinidienbildung. Man wird an der Grenacher'schen Untersuchung, die an conservirtem Material geführt ist, betreffs der Innervirung die positiven Befunde ohne weiteres gelten lassen dürfen, nicht aber die negativen. Danach ist es möglich und wahrscheinlich, dass auch die Pigmentzellen der Costalregion Stäbchen tragen, welche nach der Art der Reptantien in den Glaskörper übergehen, ebenso dass ihnen ein Retinidium zukommt, kurz, dass sie Licht percipiren. Gerade so sicher aber ist es wohl, dass die Pigmentzellen der Retina, kurz die Retinazellen, eine ganz abweichende Art von Stäbchen bilden, die keineswegs in dem Glaskörper aufgehen. Welche Fasern hier die Wahrnehmung vermitteln, bleibt ganz ungewiss, entweder die einzelnen zu den Retinazellen tretenden Nervenfasern, oder die verschiedenen Fibrillen in der Retinaspalte und zwischen den Zellen, oder noch unbekannte Elemente.

Was ist nun als Retinophora zu deuten? Wie es scheint, zweierlei, die Limitanszellen der Retina und die Keulenzellen der Costalregion. Die letzteren sind jedenfalls ganz eigenartig umgewandelt, können aber immerhin hier als Sinneskolben gelten. Anders die Limitanszellen. Wenn ihre genetische Beziehung zur Limitans zu Recht besteht, dann geht es kaum an, sie als sensitiv anzusehen, denn diese relativ derbe Membran hat schwerlich nervöse Eigenschaften, auch liegt nicht der geringste Grund vor, sie zu einem Retinidium in Beziehung zu setzen. Wenn also die Limitanszellen wirklich den Retinophoren entsprechen, dann kann man bloss auf Patten's Anschauung zurückgreifen, wonach bei den Gastropoden die sensitive Function noch beiden Zellformen, Retinulae und Retinophorae, zukommen kann. In der Heteropodenretina wäre sie allein den Retinulis zugefallen, in der Costalregion entweder den Keulenzellen, oder diesen und den Pigmentzellen in irgendwelcher Differenzirung. Auf jeden Fall ist die Differenzirung im Heteropodenauge so hochgradig als eigenartig. Die verschiedenen Eventualitäten sind künftig auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XV.

Morphologie der Mantelorgane.

Digitized by Google

Fig.

1. *Crepidula peruviana* Lam., nach Wegnahme der Schale. *af* After, *d* Darm, *hd* Hypobranchialdrüse, *k* Kieme, *kv* Kiemenvene (bis zum Herzen), *l* Leber, *m* Magen, *mr* Mantelrand, *n* Niere, *ov* Ovarium, *pr* Fusswulst, *sm* Schalenmuskel, *u* Uterus.
2. *Sigaretus neritoides* L., Kieme und Osphradium (*so*).
3. Vorderende desselben Osphradiums vergrössert. *n* Nerv.
4. Vorderende des Osphradiums von *Natica lineata* Ch.
5. Querschnitt durch das Osphradium von *Sigaretus neritoides* L. *gl* Ganglienstrang, *A* oberes, *B* unteres Geruchsblatt, *C* Grenzblatt, *w* Befestigungsblatt, *s* Sinnessäcke, epitheliale Einstülpungen, *sz* Sinneshügel.
6. Osphradium (*os*) von *Strombus gigas*.
7. Osphradium (*os*) von *Strombus bubonius*.

7a. Dessen Hinterende, vergrössert.

8. Osphradium von *Pteroceras lambis*.

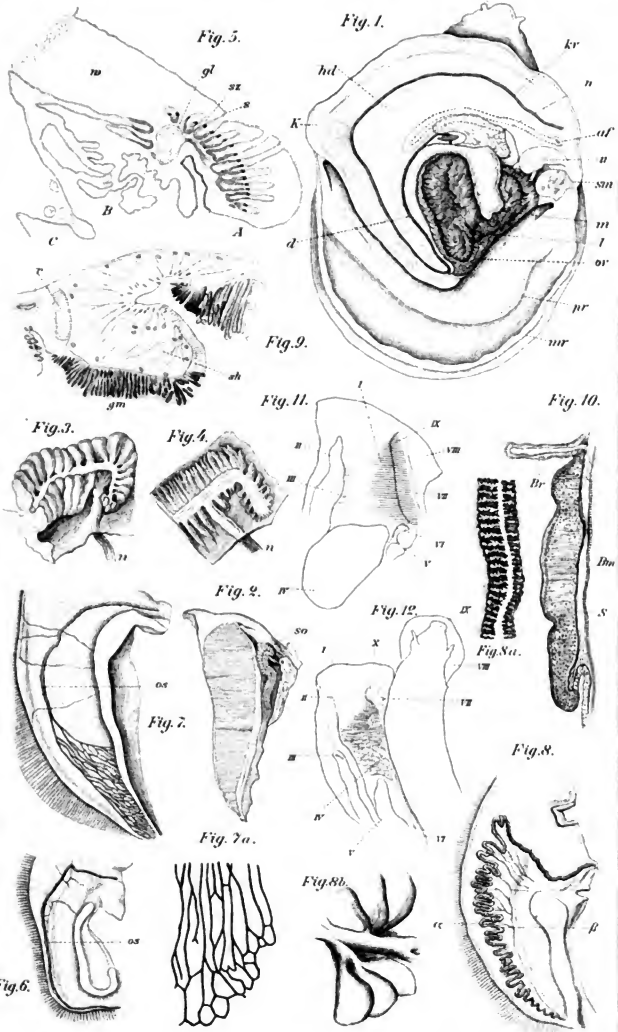
8a. Ein Theil desselben, vergrössert.

8b. Ein noch kleinerer Theil desselben, stärker vergrössert.

9. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüse von *Velutina*. *gm* glandulae mucosae, *r* Rectum, *sh* linke Hypobranchialdrüse.
10. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüse (*Bm*) von *Paludina*. *Br* Kiemenblättchen, *S* Blutsinus.
11. Dach der Kiemenhöhle von *Littorina rudis*, von unten. *I.* Verlängerung der Kiemenfäden, *II.* Rectum, *III.* Netzwerk von vorspringenden Lacunen, *IV.* Niere, *V.* Herz, *VI.* Vas efferens der Niere, *VII.* Osphradium, *VIII.* Mantelrand, *IX.* Kieme.
12. Vordertheil von *Cerithidea obtusata*. Das Dach der Kiemenhöhle ist rechts aufgeschnitten und nach links hinübergeschlagen. *I.* Vorderrand des Mantels, *II.* Anus, *III.* weibliche Geschlechtsöffnung, *IV.* Gefässnetz, *V.* Niere, *VI.* Herz, *VII.* Auge, *VIII.* Fuss, *IX.* Schnauze.

Fig. 1—5 nach Haller. Fig. 6—8, 10 nach Bernard. Fig. 9 nach Thiele. Fig. 11 und 12 nach Pelseneer.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XVI.

Penis. Allgemeine Morphologie.

Digitized by Google

Ueberall bedeutet: p Penis.

Fig.

1. Kopf von *Cocculina spinigera* Jeffr., von oben.
2. *Struthiolaria crenulata* mit langem Penis. *br* Kieme, *os* Osphradium, *l'* und *l''* Samenrinne.
3. *Struthiolaria nodulosa* mit rudimentärem Penis.
4. *Littorina littorea* ♂. *a* After, *br* Kieme, *c* Herz, *h* Leber, *i* Darm, *i'* Enddarm, *mc* Spindelmuskel, *os* Osphradium, *r* Niere, *r'* Nierenöffnung, *t* Hoden, *v* Magen, *vd* Samenleiter, *vd'* Samenrinne, *y* Hypobranchialdrüse.
5. Penis von *Ampullaria canaliculata*. *g* Scheide des fadenförmigen Anhangs *ap*, *i'* Enddarm, *dr* Drüse, *r* Rinne, die an der Basis des fadenförmigen Anhangs beginnt und sich auf den Penis fortsetzt.
6. Derselbe von einem jüngeren Exemplar. *g* Scheide des fadenförmigen Anhangs, *a* After, *br* Kieme, *of* Oeffnung, welche dem weiblichen Genitalporus entspricht.
7. Penis von *Pterotrachea mutica*. *vd* Samenleiter, *p'* Penisanhang (Drüsenruthe).
8. Penis von *Pterotrachea coronata*. Buchstaben wie in Fig. 7.
9. Penis von *Oxygyrus kerandrenii*. Buchstaben wie in Fig. 7.
10. *Modulus trochiformis* Soul., ♂. *op* Operculum.
11. *Natica marmorata* Lam. ♂. Buchstaben wie in Fig. 4. *oe* Oesophagus, *p'* Scheide, in die der Penis zum Theil zurückgezogen werden kann.
12. *Littorinida Gaudichandii* Ed. et. Soul. ♂. Buchstaben wie in Fig. 4. *c* Herzkammer, *c'* Vorkammer, *p'* Peniswarzen.
13. *Dolium galea* Lam. ♂. Buchstaben wie in Fig. 4.
14. *Onustus* s. *Xenophora trochiformis* Born. Thier von rechts. *op* Operculum.
15. Penis von *Terebellum subulatum* L.
16. Ende des Penis von *Strombus gigas* L.
17. Ende des Penis von *Massenia diegoënsis* Bergh.
18. Kopf mit Penis von *Chelyonotus Semperi* Bergh. Im Penis sieht man den Samenleiter, dessen Spitze frei vorragt.

Fig. 1 nach Dall. Fig. 2 und 3 nach Bouvier. Fig. 4, 7, 11 nach Keferstein (Bronn). Fig. 5 und 6 nach v. Jhering. Fig. 8 nach Gegenbaur (Bronn). Fig 9, 10, 12 nach Souleyet (Bronn). Fig. 13 nach Poli (Bronn). Fig. 14—18 nach Bergh.

Digitized by Google

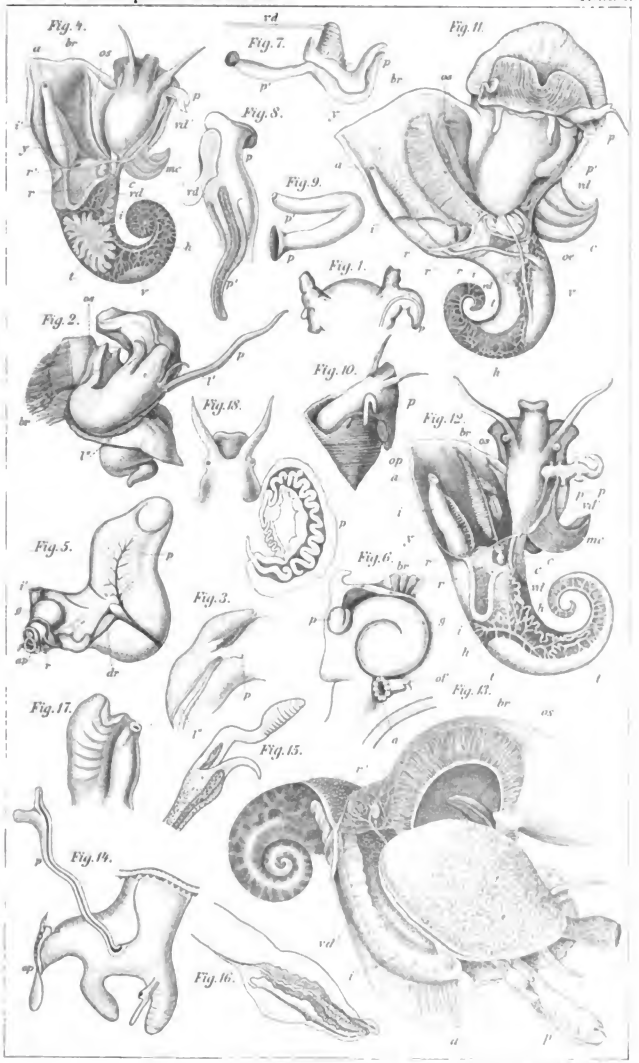


Fig. 4.
Fig. 7.
Fig. 11.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 10.
Fig. 18.
Fig. 12.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 3.
Fig. 17.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 16.

Erklärung von Tafel XVII.

Parasitische Prosobranchien.

Digitized by Google

Fig.

1. Schnecke aus dem Magen einer madagassischen Synapta mit ausgestrecktem Rüssel *(Mucronalia?)*. Vergr. 20 : 1.
2. Dieselbe mit fast ganz eingezogenem Rüssel. *A* Auge, *F* Fuss, *m* Mund, *R* Rüssel, *St* dessen Stachelbesatz, *T* Fühler.
3. ***Mucronalia eburnea,*** von einer Acrocladia.
4. Eine ebensolche. An ihr, bez. neben ihr sitzt ein junges Exemplar.

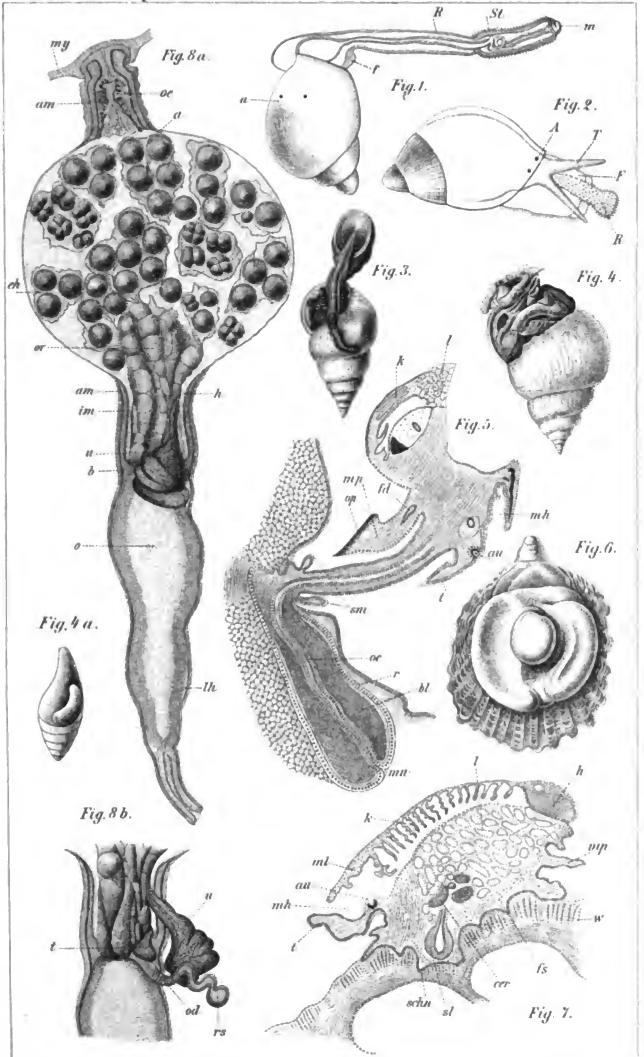
4a. Das junge Thier, stärker vergrössert.

5. Schnitt durch einen ähnlichen Schmarotzer, wahrscheinlich ***Mucronalia.*** *au* Auge, *bl* Blutraum, *fd* Fussdrüse, *k* Kieme, *l* Leber, *mh* Mantelhöhle, *mp* Metapodium, *mu* Mund, *op* Operculum, *r* Rüssel, *sm* Scheinmantel, *t* Fühler.
6. ***Thyca pellucida,*** von ***Linckia miliaris,*** von unten.
7. Längsschnitt durch dieselbe. Buchstaben wie in Fig. 5. *cer* Cerebralganglion, *fs* Fuss, *h* Herz, *ml* Mantel, *schn* Schnauzentheil, *sl* Schlund, *w* Gewebe des Wirthes.
8. Uebersichtsbild von ***Entocolax Ludwigii*** Voigt.

8b. Der mittlere Theil so, dass Uterus und Receptaculum seminis zurückgeschlagen sind. *a* Athemloch, *am* äussere Muskelschicht (Scheinmantel nach Schiemenz), *b* Anfang des Scheinmantels, *eh* Eierhäufchen, *im* innere Muskelschicht (Integument), *lh* Leibeshöhle, *my* Haut des Myristrochus, in dem die Schnecke schmarotzt, *o* wahrscheinlich Vorderdarm, *od* Oviduct, *oe* Mundeinstülpung nach Voigt, nach Schiemenz Fussdrüse, *ov* Ovarium, *rs* Receptaculum seminis, *t* Tasche unbekannter Function, *u* Uterus.

Fig. 1 und 2 nach Völtzkow. Fig. 3—7 nach Kükenthal. Fig. 8 nach W. Voigt.

Digitized by Google



Lith Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XVIII.

Das Operculum und seine Structur.

Digitized by Google

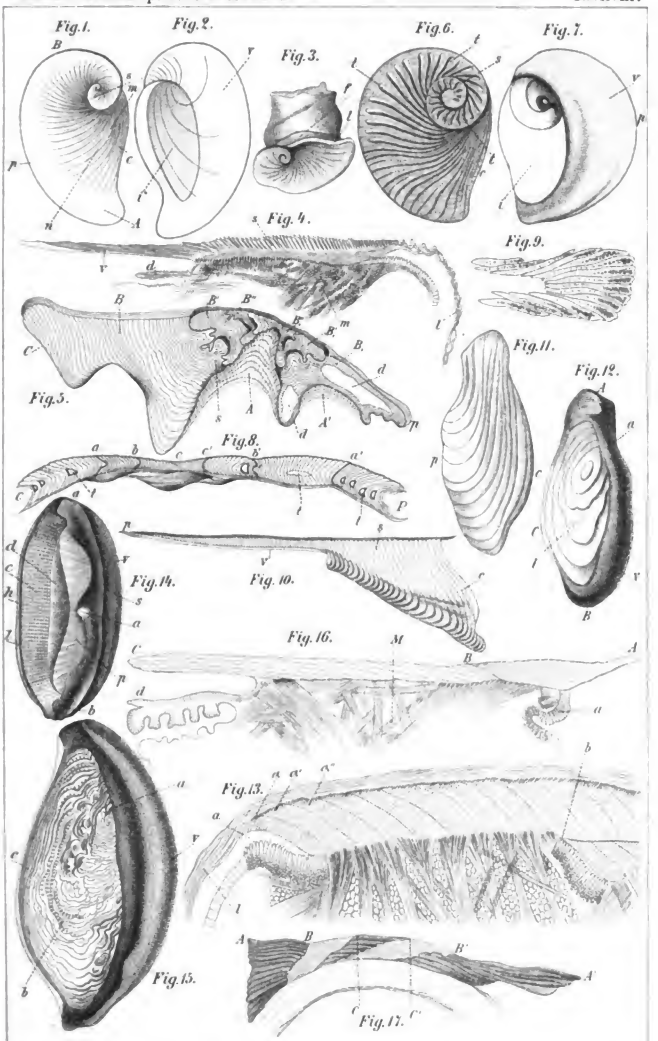
Die Aussenfläche ist in den Schnitten nach oben gekehrt, ausser in Fig. 17.

Fig.

1. Deckel von *Littorina littorea* von aussen. *A* Suturalecke, *B* Siphonalecke, *c* Innen- oder Spindelrand, *p* Lippenrand, *s* Windungsspirale, *mn* die Richtung des in Fig. 4 dargestellten Querschnittes.
2. Derselbe Deckel von innen. *i* Insertionsfläche des Spindelmuskels oder Deckelfacette, *v* Firniss.
3. Derselbe Deckel auf dem Fuss. *f* Deckelspalte, *l* der hyaline Rand des Deckels, der aus der Spalte kommt.
4. Schnitt durch denselben Deckel, in der Richtung der Linie *mn* von Fig. 1, *d* Deckellappen, *l* hyaline Lamelle, *m* Spindelmuskel, *v* Firniss.
5. Schnitt durch den Deckel von *Turbo argyrostomus*. *A, A'* innere Kalkschichten, *B, B', B''* Kalkschichten, die vom Spindelrande geliefert werden. *C* Spindelrand, *d* umgewandelte Kalktheile (Aragonit), *p* Lippenrand, *s* Schnitt durch einen kleinen Kalkvorsprung.
6. Angeschliffener Deckel von *Cyclostoma elegans*. *c* Spindelrand, *s* Spirale, *t* Luftkammern.
7. Derselbe Deckel von innen. Buchstaben wie in den vorigen Figuren.
8. Schnitt durch denselben Deckel. *a b c, a' b' c'* Spira.
9. Chitinogene Zellen von *Cycloma elegans*.
10. Schnitt durch den Deckel von *Neritina fluviatilis*. *s* die Apophyse.
11. Deckel von *Purpura lapillus* von aussen. *c* Spindelrand, *p* Lippenrand.
12. Derselbe Deckel von innen. *a* die Stelle, wo der Firniss *v* am dünnsten ist.
13. Schnitt durch denselben Deckel. *a b* zwei aufeinanderfolgende chitinogene Zonen. *α, α', α''* Zuwachsstreifen, zu *a* gehörig, *l* hyaline Lamelle.
14. Deckel von *Concholepas peruvianus*, von der Innenseite. *a b* Enden des Firnisses *v*. *a* Mittelspitze, *s* Längsfurche, *p* ebene Fläche der Adventivschicht, *d* deren abschüssige Fläche, *c* Innenseite der äusseren Schicht, *h* deren Zuwachslinie.
15. Deckel von *Triton nodiferus*, von innen. *a* Nucleus der chitinogenen Linien, *b* Abgezweigte chitinogene Linie.
16. Schnitt durch den Deckel von *Paludina vivipara*. *A B* der von der chitogenen Zone *a* erzeugte Theil, *B C* der vom Deckellappen *d* erzeugte Abschnitt (Firniss), *M* Spindelmuskel.
17. Schnitt durch den Deckel oder die Fussplatte von *Hipponyx cornucopiae*. *B C* und *B' C'* die vom Muskel erzeugte hufeisenförmige Adventivschicht.

Nach Houssay.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XIX.

Schalenbildungen und Deckel.
Rhipidoglossen. Heteropoden. Cypraea.

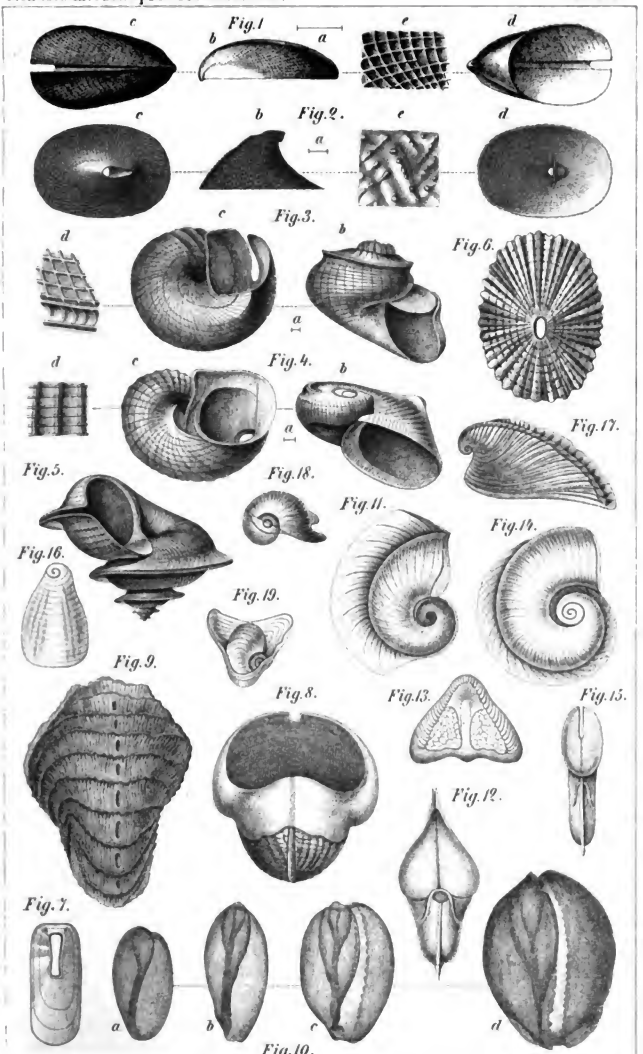
Digitized by Google

Fig.

1. *Zeidora naufraga* Watson. *a* nat. Gr., *b* von der Seite, *c* von oben, *d* von unten, *e* Schalensculptur.
2. *Puncturella oxia* Watson. Buchstaben wie in Fig. 1.
3. *Scissurella declinans* Watson. *a* nat. Gr., *b* von der Seite, *c* von unten, *d* Schalensculptur.
4. *Schismope tabulata* Watson. Buchstaben wie in Fig. 3.
5. *Pleurotomaria limata* Lindstroem.
6. *Fissurella Listeri* d'Orb.
7. *Fissurella (Macroschisma) maxima* A. Adams.
8. *Bellerophon striatus* F. O.
9. *Trematonotus longitudinalis* Lindstroem.
10. Vier verschiedene Altersstufen von *Cypraea arabica*, als Skiagraph mit Hilfe von Röntgenstrahlen.
11. *Oxygyrus keraudrenii* Soul., seitlich.
12. Derselbe von vorn.
13. Operculum desselben.
14. *Atlanta Peronii* Les., seitlich.
15. Dieselbe von vorn.
16. Operculum derselben.
17. *Carinaria cymbium.*
18. *Cardiapoda placenta,* seitlich.
19. Dieselbe vom Rücken, sehr vergrössert.

Fig. 1—4 nach Watson. Fig. 5 und 9 nach Lindstroem. Fig. 6 und 7 nach Fischer. Fig. 8 nach Bronn. Fig. 10 nach Webb. Fig. 11—16, 18, 19 nach Souleyet (Bronn). Fig. 17 nach Keferstein (Bronn).

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XX.

Schalenbildungen von Rhipidoglossen und Monotocardien.

Digitized by Google

Fig.

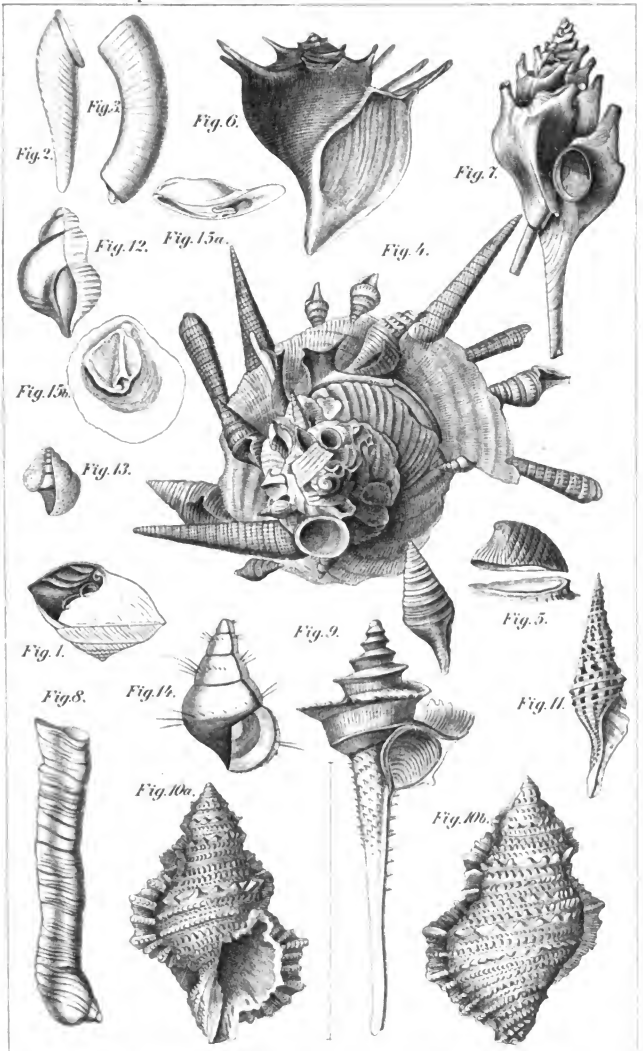
1. *Proserpina (Ceres) salleana* Cuming.
2. *Watsonia elegans* de Folin, vergr.
3. *Caecum lineicinctum* de Folin, vergr.
4. *Xenophora pallidula* Reeve.
5. *Mitrularia equestris* L.
6. *Tiphobia Horei* Smith.
7. *Typhis (Trubatsa) longicornis* Dall.
8. *Magilus antiquus* Montfort.
9. *Fusus pagodoides* Watson.

10 a u. b. *Ranella fijiensis* Watson.

11. *Pleurotoma babylonia* L.
12, 13, 14. Verschiedene enpelagische Jugendformen, wahrscheinlich sämmtlich von Triton, vergrössert.
15. Jüngere Schalen von *Ergaea plana*. *a* von rechts, *b* von unten.

Fig. 1, 5, 8, 11 nach Fischer. Fig. 2 und 3 nach de Folin. Fig. 4, 9, 10 nach Watson. Fig. 6 nach Crosse. Fig. 7 nach Dall. Fig. 12—14 nach Simroth. Fig. 15 nach Haller.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXI.

Schalen mit abweichendem Apex.

Digitized by Google

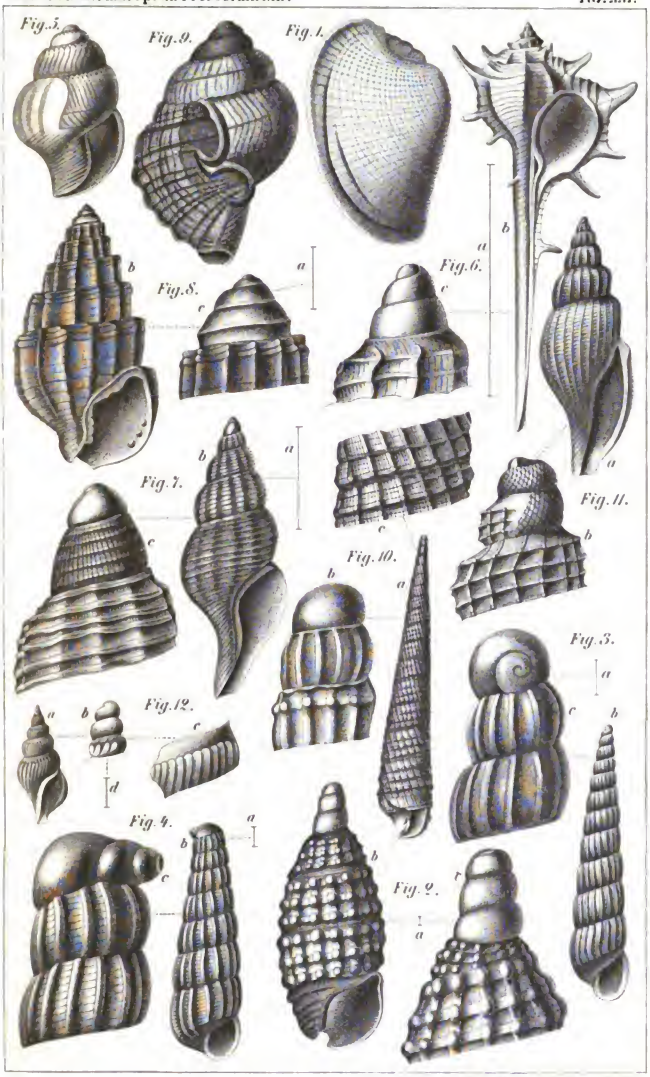
Die Buchstaben für die natürliche Grösse, für die vergrösserte Gehäusespitze und für Schalensculptur ergeben sich von selbst

Fig.

1. Junges Exemplar von *Pedicularia sicula* Swainson.
2. *Cerithiopsis ridicula* Watson.
3. *Odostomia (Turbonilla) scalpicles* Watson.
4. *Odostomia (Turbonilla) dipsycha* Watson.
5. Junges Exemplar von *Bella Grimaldii* Dautzenberg.
6. *Murex (Tribulus) acanthodes* Watson.
7. *Fusus (Sipho) futile* Watson.
8. *Nassa babylonica* Watson.
9. Junges Exemplar von *Purpura haemastoma* L.
10. *Terebra mamillata* Watson.
11. *Clathurella (Daphnella) compsa* Watson.
12. *Pleurotoma (Typhlomangelia) fluctuosa* Watson.

Fig. 1, 5, 9 nach Dautzenberg. Fig. 2—4, 6—8, 10—12 nach Watson.

Digitized by Google



Digitized by Google

Nachtrag.

Da ich die Benutzung der Arbeit von Willems über das Auge der Vorderkiemer (205, III) auf die Bio-, bez. Physiologie verschob, habe ich leider übersehen, dass darin wichtige anatomische Angaben enthalten sind, die ich hier nachtrage. Das auffällig schlechte Sehvermögen steht wohl in Abhängigkeit von einer Einrichtung, welche einerseits das Auge von der Haut entfernt, andererseits aber einen erwünschten Uebergang zu den freibeweglichen, losgelösten Bulbus der Heteropoden bildet. Lymphatische Lückenräume, wie sie Pelseneer vor dem Auge der *Lamellarien* und Garnault vor dem von *Cyclostoma* angegeben hatten, konnte man entweder für Zufälligkeiten und Kunstproducte, oder für vereinzelte Vorkommnisse ohne wesentliche Bedeutung halten. Willems hat indess ihre weitere Verbreitung nachgewiesen. Freilich variirt die Spalte bei den verschiedenen Formen, bald gross und weit, bald zu einem engen Spaltraum zusammengeschrumpft, stellt sie, so weit sie vorhanden, eine Bindegewebslücke der „Pellucida" dar, die mit dem lacunären Blutsystem der Haut communicirt. Den grössten Umfang erreicht sie bei *Cyclostoma*; hier nimmt der Blutraum das ganze Innere des Ommatophoren ein, so dass der Bulbus als freie Keule hineinragt, nur auf dem Nerven und seiner Bindegewebshülle, wie auf einem Stiele, befestigt, also am meisten den Heteropoden sich nähernd. Eine breite Lücke, seitlich etwas über die Cornea weggreifend, in der Verlängerung der Augenaxe etwa von der Weite des Linsendurchmessers, hat *Dolium galea*, *Cassidaria echinophora*, *Triton corrugatus*. Die Spalte wird viel enger, greift aber ringsum weiter aus bei *Littorina littorea*, *Paludina vivipara*, *Purpura lapillus*, *Murex brandaris*, *Calyptraea sinensis*, *Capulus hungaricus*. Sie fehlt bei *Fissurella graeca*, *Turbo rugosus*, *Cerithium vulgatum*, *Buccinum undatum*, *Conus mediterraneus*, *Cypraea pyrum*. In manchen Fällen wechselt sie. Bei *Littorina* greift sie oft so weit aus wie eben geschildert, bald findet sie sich bloss vor der einen Augenhälfte und fehlt vor der anderen. Bei *Lamellaria perspicua* sind bald nur ein Paar enge Lacunen vorhanden, bald ein weiter Raum, durch den sich nur einige Bindegewebsreste ausspannen. Von einer Durchbildung der Einrichtung kann also keine Rede sein.

Die Deutung kann nach verschiedenen Richtungen gesucht werden. Die nächstliegende Annahme, dass dem Bulbus erhöhte Beweglichkeit gegeben werden soll, ist wohl zurückzuweisen, da experimentell das Sehvermögen der Wasserschnecken sich als noch viel schlechter erweist, als das der terrestrischen. Man hat wohl daran zu denken, dass das Auge zunächst sich von der Oberfläche, zum Schutze, zurückzog und dass dann der erweiterte Blutraum die Durchsichtigkeit der „Pellucida" erhöhte. Die Fälle, wo eine enge Spalte weit herumgreift, erklären sich durch nachträgliches Wiedervordrängen des Bulbus.

Digitized by Google

V. Das Nervensystem.

Nachdem früher einzelne Darstellungen vom Nervensystem verschiedener Prosobranchien gegeben waren, unter denen die von Lacaze-Duthiers durch Vollkommenheit glänzend hervorragen, ist es durch Jhering's Werk in den Vordergrund des morphologischen Interesses gerückt. Die Discussion, die sich an diese Arbeit anschloss, hat eine Menge eingehender Studien veranlasst, die allmählich zu einiger Klärung der kritischen Punkte geführt haben. In erster Linie sind wohl zu nennen Haller und Bouvier; doch schliesst sich eine grosse Reihe von Forschern an, welche bald dem Nervensystem ihre specielle Aufmerksamkeit schenkten, bald es gelegentlich anatomischer Monographieen mit berücksichtigten. Genannt seien etwa von älteren Forschern Cuvier. delle Chiaje, Poli, Leuckart, Huxley, Souleyet, Gegenbaur, Lacaze-Duthiers, Leydig, Claparède, P. Bert, Garner, Brandt. Berkeley, von solchen jüngeren Datums Jhering, Spengel, Haller. der Verf., E. Perrier, Vayssière, Bouvier, Boutan, Garnault. Pelseneer, Bernard, Gibson, Fischer, Moore, Wilcox.

Als wichtigste Momente der morphologischen Umbildung kommen zwei in Betracht: Die Concentration von Marksträngen zu umschriebenen Ganglien und die Herstellung einer secundären Symmetrie im Gebiete der zur Achterlinie gedrehten Visceralcommissur durch Anastomosen der peripherischen Nerven. Das erste Moment behält seine Bedeutung am längsten bei den Centren des Fusses, so dass Markstränge, bei denen ein innerer Faserstrang weithin von einer gleichmässigen Rinde diffuser Ganglienzellen umschlossen wird, auch noch bei einer Anzahl von Monotocardien sich finden, allerdings stets als ein Zeichen von Alterthümlichkeit und niedriger systematischer Stellung und Organisation. Die höheren Formen sind durch gut umgrenzte und concentrirte Pedalganglien ausgezeichnet.

Das zweite Moment hatte v. Jhering zu der irrthümlichen Annahme verleitet, dass es Formen gäbe ohne die Drehung der Visceralschlinge, daher man eine Scheidung in Orthoneuren und Chiastoneuren vorzunehmen habe. Die Durcharbeitung dieses Punktes hat indess ergeben, dass die Orthoneurie nur eine scheinbare oder doch secundäre ist, hervorgerufen durch peripherische, allmählich gesteigerte Anastomosen. Sie wurzeln wohl in dem Bestreben, die durch die Aufrollung des Intestinalsacks umgelagerten, bez. von rechts nach links vertauschten Organe zu bequemerer Reizleitung und schnellerer Beherrschung des ganzen Haushalts mit den zunächst gelegenen Theilen des in normaler Lagerung gebliebenen Schlundcentrums zu verbinden, so dass die Leitung nach den Mantelorganen nicht erst auf dem Umwege der langen Visceralschlinge, sondern unmittelbar vom Hirn aus erfolgen kann. Der Orthoneurie in v. Jhering's Sinne kommt demnach jetzt nur noch historischer Werth zu.

Digitized by Google

Sehr bemerkenswerth ist der Unterschied beider Körperhälften in dieser Hinsicht, der wohl mit der Ausladung der Spirale nach links, auf das Kopfende bezogen, zusammenhängt. Während anfangs die Anastomose sich zwischen peripherischen Nerven vollzieht, wofür ich den Ausdruck „Zygose" vorschlage, verkürzt sie sich häufig und vorwiegend auf der rechten Seite (seltener auch auf der linken), so dass eine directe Verbindung oder „Zygoneurie" zu Stande kommt durch ein „Zygoconnectiv", wie ich's nennen möchte. Dass Haller in einigen Fällen gezeigt hat, es handle sich nur um eine Aneinanderlagerung der Nervenstränge, aber nicht um wirklichen Austausch, scheint mir ohne Belang, solange nicht der histologische Nachweis auch für die weitgehendsten Fälle erbracht ist.

Als drittes Moment könnte man die histologische Differenzirung heranziehen, die sich namentlich in der verschiedenen Grösse der Ganglienzellen ausspricht. Doch fällt diese bei den Prosobranchien noch nicht allzu sehr ins Gewicht, da namentlich vergleichende histologische Untersuchungen fehlen.

Wesentlich ist in dieser Hinsicht mehr die Aenderung des Umrisses, die mit der inneren Differenzirung Hand in Hand geht.. Während die Centraltheile, solange sie Markstränge sind, meist flach bleiben, schwellen sie bei der Concentration zu Ganglien mehr kugelförmig an. Dabei rücken die anfangs auseinandergezogenen und auf weithin vertheilten Ursprünge auf die Ganglien zusammen, und das bedingt wieder eine grössere Unabhängigkeit des Schlundrings von den Nachbargeweben. Da hiermit eine freiere Abgrenzung des Fusses gegen Kopf und Nacken parallel geht, so wird der Schlundring, der anfangs wenig aus einer der Sohle parallelen Ebene herausgeht und der Körperwand überall durch Nerven angeheftet ist, freier und selbständiger und richtet sich immer steiler auf.

Die Schwankungen in der Anheftung betreffen bis zuletzt in hervorragendem Maasse den Anfang der Visceralcommissur mit dem Supra- und Suboesophagealganglion. Diese Theile sind mit der Körperwand in sehr verschiedener Weise verbunden, bald schwer herauszuschälen, bald ganz unabhängig von ihr. Ich habe den Versuch unterlassen, die vorliegenden Angaben unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen.

Ebenso wenig habe ich die erwähnte fortschreitende Beschränkung der Nervenursprünge auf die Ganglien strenger verfolgt. Dazu reichen die Angaben schwerlich aus; namentlich bei kleinen Formen werden feinere Nerven, die von Connectiven oder Commissuren ausgehen, leicht übersehen. Wenn also auch dieses letztere Verhalten mit der zunehmenden Differenzirung immer seltner wird, dürfte es doch bei keiner Gruppe ganz unterdrückt sein.

Wie die Nervenursprünge sich allmählich von den Verbindungssträngen auf die Ganglien verschieben, so kommen häufig Verschmelzungen von solchen Ursprüngen vor; daher es schwer genug ist, die einzelnen

Digitized by Google

Nerven, welche die Autoren beschreiben, stets mit Sicherheit zu vergleichen. Hier müsste oft das Mikroskop entscheiden.

Wie bei den meisten übrigen Organen, kommt man beim Nervensystem zu der Ueberzeugung, dass eine gleichmässig fortlaufende Stufenfolge, die in verschiedene Aeste divergiren könnte, sich am recenten Material nicht nachweisen lässt. Namentlich ist zu betonen, dass atavistische Züge sich an einzelnen Theilen erhalten können, während die übrigen einen fortgeschrittenen Typus zeigen.

Man kann daher selbst schwanken, ob Haller's Eintheilung, die sich auf das gute Moment der langen oder verkürzten Pedalstränge stützt, und der auch ich folge, wirklich den Kernpunkt getroffen hat und die natürliche Verwandtschaft zum Ausdruck bringt. Im Bereich der übrigen Ganglien hat sich an verschiedenen Stellen des Systems eine auffallende Concentration vollzogen, bei den Neritiden und Heliciniden unter den Rhipidoglossen, bei den kugel- und mützenschaligen Taenioglossen, bei den Stenoglossen, ohne dass man diese Gruppen mit einiger Sicherheit auf einander beziehen dürfte; ja dieser ideale Zustand wird von den gewöhnlich auf die höchste Stufe gestellten Toxoglossen nicht im höchsten Maasse erreicht; und die entwickeltsten Taenioglossen, die Longicommissuraten, zeigen ihn in verhältnissmässig untergeordnetem Grade.

Dabei muss gleich wieder bemerkt werden, dass die Concentration nicht das ganze System in gleichem Grade ergreift, sondern lediglich die um den Oesophagus herumgelegenen Ganglien. Die Visceralcommissur mit dem ihr eingelagerten eigentlichen Visceralganglion verhält sich im Allgemeinen gerade umgekehrt, so dass sich mit fortschreitender Verschmelzung um den Schlund eine Abspaltung und Vermehrung der Nervenknoten an den Eingeweiden vollzieht. Comus bringt es in der höchsten Gliederung auf drei Abdominalganglien an Stelle eines einzigen. Der Vorgang vollzieht sich wiederum ohne strenge Bindung an ein System, mehr sprungweise.

Eine Streitfrage, die zwar in Deutschland meist als entschieden betrachtet wird, in Frankreich jedoch zum Theil noch immer einer abweichenden Beurtheilung unterliegt, betrifft die Entstehung der Mantelganglien. Es kommt darauf an, ob die pedalen Markstränge durch eine seitliche Längsfurche in zwei über einander liegende Centren gegliedert sind, von denen das untere für den Fuss, das obere für den Mantel dient, oder ob in ihnen nur das Centrum für den Fuss zu erblicken ist. Im ersteren Falle wird natürlich ein Theil des von diesen Strängen aus innervirten Areals dem Mantel zugerechnet werden müssen, im letzteren fällt das Ganze dem Mantel zu. Im ersteren Falle also wird das Epipodium der Rhipidoglossen als pallial, im letzteren als pedal zu gelten haben; ich habe im Obigen die letztere Auffassung vertreten.

Es darf aber nicht verkannt werden, dass Boutan's Angaben an Neriten zur Vorsicht ermahnen. Wenn hier das Epipodium mit Sicherheit nicht von den Pedalsträngen, sondern von wohl abgesetzten Mantel- oder

Digitized by Google

Pleuralganglien aus innervirt wird, so wird man entweder zu folgern haben, dass das Epipodium dieser Thiere dem der übrigen Rhipidoglossen nicht völlig entspricht, oder dass der Ursprung der Nervenwurzeln sich zwischen benachbarten Ganglien verschieben kann. Ich würde der letzteren Ansicht zuneigen, wobei allerdings die genauere Prüfung, woher die letzten Ursprünge der Epipodialnerven stammen, ob sie nicht bloss durch die Pleuralganglien hindurchtreten, künftiger histologischer Analyse aufgespart bleiben muss.

Eine Eigenthümlichkeit der niederen Prosobranchien ist die zweite Verbindung der Cerebralganglien unter dem Munde, die sogenannte Labialcommissur. Der Unterschied würde, wie Haller mit Recht meint, physiologisch schwer zu verstehen sein. Er leugnet denn auch die Commissur als solche und meint, dass es sich bloss um ein Zusammenfliessen peripherer Nerven handelt, ohne dass in Wahrheit Nervenfasern von einem Ganglion zum anderen herüberwechselten. Doch steht er wohl isolirt.

Von den Nerven wird angenommen, dass sie durchweg gemischter Art seien, also gleichzeitig motorische und sensitive Fasern enthalten. Ob nicht zum mindesten Opticus und Acusticus eine Ausnahme machen, mag dahingestellt bleiben.

Als Ausgangspunkt für die ganze Reihe würden wohl die niederen Rhipidoglossen zu nehmen sein, *Pleurotomaria* im Besondern. Doch lag gerade über diese bisher nur eine vorläufige Mittheilung vor. Die Docoglossen schliessen sich diesen alterthümlichsten Formen im Nervensystem jedenfalls sehr eng an, enger als die höher stehenden Rhipidoglossen, daher die Betrachtung am bequemsten von ihnen ausgeht, so dass die Reihe der Rhipidoglossen nicht unterbrochen zu werden braucht.

a. Morphologie des Nervensystems.

Mancherlei unklare Bezeichnungen und Verwechselungen in der Literatur machen die Festlegung der einzelnen Ausdrücke wünschenswerth.

Der Unterschied zwischen langen Marksträngen und umschriebenen Ganglien bedarf keiner Erklärung; häufig genug finden sich Uebergänge.

Sehr verschieden werden dagegen die Verbindungen zwischen den einzelnen Ganglien benannt. Während manche Forscher sie sämmtlich Commissuren nennen, scheiden andere nach französischem Vorgange die Connective davon aus. Connective sind Längs-, Commissuren Querverbindungen. Schwierigkeiten entstehen im Gebiete der Visceralcommissur. Hier könnte man wohl die vorderen Abschnitte Connective nennen; ich bleibe bei Commissur.

Connective sind demnach die folgenden:

Das Cerebropedalconnectiv, zwischen den Cerebral- und Pedalganglien (Cerebropedalcommissur autt.).

Das Cerebropleuralconnectiv, zwischen Cerebral- und Pleuralganglien (Cerebrovisceralcommissur v. Jhering).

Digitized by Google

Das Pleuropedalconnectiv, zwischen Pleural- und Pedalganglien (Visceropedalcommissur v. Jhering).

Diese drei Connective zwischen den Cerebral- und Pedalganglien kann man wohl als Stammconnective zusammenfassen.

Das Buccalconnectiv, zwischen Cerebral- und Buccalganglien (Stomatogastrische Commissur).

Das Zygoconnectiv, zwischen rechtem Pleural- und Subintestinalganglion, bez. zwischen linkem Pleural- und Supraintestinalganglion; es ist aus der peripherischen Zygose hervorgegangen (s. o.).

Commissuren sind:

Die Cerebralcommissur, zwischen den Cerebralganglien über dem Schlund (Oesophagealcommissur).

Die Labialcommissur, zwischen den Cerebralganglien unter dem Schlund (Suboesophagealcommissur, Buccalcommissur Bernard).

Die Buccalcommissur, zwischen den Buccalganglien.

Die Pedalcommissur, zwischen den Pedalganglien. Bei Marksträngen wird die erste und letzte von Haller als vordere und hintere Querfaserung bezeichnet.

Die Visceralcommissur, welche von den Pleuralganglien bis zu den Abdominalganglien reicht und die Achterschlinge bildet, als das Characteristicum der Strepto- oder Chiastoneuren. Ihre vorderen Abschnitte kann man als Supra- und Subintestinalcommissur besonders benennen.

Die **Ganglien** zerfallen in paarige und unpaare, wobei allerdings für die letzten eigentlich nur das Abdominalganglion bleibt, sofern es einfach ist. Man kann mit Lacaze-Duthiers ähnlich die symmetrischen und die asymmetrischen Centra unterscheiden; die ersteren umfassen Cerebral-, Pedal- und Buccalganglien; die übrigen gelten als unsymmetrische oder als Visceralganglien mancher Autoren. Nur bleibt hier zu bedenken, dass man von den letzteren die Pleuralganglien als symmetrisch ausscheiden könnte, während in den meisten Fällen Cerebral- und Pedalganglien keineswegs streng symmetrisch liegen, vielmehr die Stammconnective rechts und links von verschiedener Länge sind, am stärksten wohl bei den höheren Formen.

Die verschiedenen Ganglien sind (von secundären, mehr peripherischen Zelleinlagerungen abgesehen):

Die Cerebralganglien (Supraoesophagealganglien).

Die Pedalganglien, bez. Fuss- oder Pedalstränge.

Die Buccalganglien (Ganglions stomatogastriques, vordere Eingeweideganglien). Der Name wäre einwandfrei, wenn sie bei allen Formen unter der Einmündung des Oesophagus in die Buccalmasse lägen. Sie werden indess aus dieser Lage unter Umständen sehr weit weggerissen da, wo bei einem langen Rüssel der Pharynx weit nach vorn gerückt ist; dann treten sie nahe an die Cerebralganglien zurück. Haller nennt sie, etwas schwerfälliger, vordere Eingeweideganglien, und

Digitized by Google

stützt sich dabei auf die Behauptung, dass sie nur den Vorderdarm und seine Adnexa, nie aber die Buccalmusculatur versorgen sollen, ein Satz, welcher in solcher Allgemeinheit von Bouvier namentlich bekämpft wird.

Die Pleuralganglien (Lateral-, Commissural-, Pallial- oder Mantelganglien autt., von manchen bereits als Visceralganglien bezeichnet).

Das Supra- und Subintestinalganglion (Supra- und Suboesophagealganglien, Visceral-, Mantelganglien). Sie geben zu manchen Zweifeln Anlass. Da sie sowohl den paarigen Endganglien in der Nähe der Kiemen am Hinterende des hypothetischen Urgastropoden vor der Drehung entsprechen, kann man sie wohl als Parietalganglien zusammenfassen. Bernard nennt sie Commissuralganglien, da sie in der Visceralcommissur liegen. Man könnte sie ebenso gut Kiemenganglien nennen, wenn nicht in den meisten Fällen ein besonderes Kiemen- und bisweilen noch ein Siphonalganglion erst mit dem Supraintestinalganglion durch eine Commissur verbunden wäre. Auf einfacheren Stufen kann es ungewiss sein, ob das Kiemen- oder das Supraintestinalganglion das Primäre ist.

Das oder die Visceral- oder Abdominalganglien (Intestinalganglien Haller). Alle weiteren in der Visceralcommissur liegenden Ganglien, in verschiedener Weise einfach, doppelt oder dreifach, können als Visceralganglien im engeren Sinne gelten. Ich ziehe den Namen „Abdominalganglien" vor, weil der andere zu Missdeutungen Anlass geben kann (s. o.). Inwieweit man ein Genital-, Abdominal-etc.-Ganglion unterscheiden darf, bleibt zur Zeit unklar. Haller fasst diese Nervenknoten als hintere Eingeweideganglien zusammen, wiewohl so gut wie bei den vorderen oder den Buccalganglien kaum auszumachen ist, dass sich ihr Gebiet auf die Produkte eines bestimmten Keimblattes beschränke.

1) Docoglossen (XXV, 1. 2).

Ueber *Patella* liegen Arbeiten vor von Cuvier, Garner (1398), P. Bert (1347), Brandt (1370), Lacaze-Duthiers, Jhering, Gibson, Bouvier (1363), Pelseneer, über Acmaeiden und Lepetiden von Bouvier, über *Lottia* von Haller (1411). Während des Drucks sandte Pelseneer seine neuste Untersuchung*), die ich noch nach Möglichkeit berücksichtige.

Gleichgültig, ob die Acmaeiden der Wurzel des Stammbaumes näher stehen als die Patelliden, im Nervensystem scheint *Lottia* besonders einfache Züge bewahrt zu haben, daher ich mit Haller's Beschreibung beginne, unter Ergänzung nach Wilcox' Angaben an *Acmaea fragilis*.

Acmaeiden.

Die spindelförmigen Cerebralganglien haben nach Haller je eine mediale gangliöse Ausladung, die abgerundet endet, den Labialvorsprung

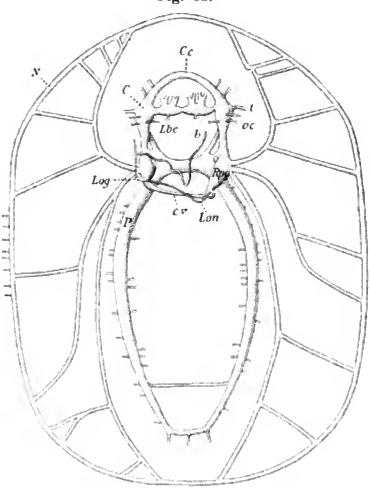
*) P. Pelseneer. Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. acad. Belgique LVII. 1899. 112 S. 24 T.

Digitized by Google

der Franzosen. Aus ihrem vorderen Ende tritt je ein starker Nerv für die Unterlippe ab, der theilweise den Boden der Mundhöhle versorgt. Diese Hauptstämme bilden keine Anastomose, also keine Labialcommissur, es müsste denn sein, dass sie zwischen den feinsten medianen Aestchen statt hätte. Aus der Ausladung entspringt ferner die Buccalcommissur.

Nach Wilcox und Pelseneer ist eine starke Labialcommissur vorhanden, welcher die Labialvorsprünge als gesonderte, nach der Mitte zu verschobene Labialganglien eingelagert sind. Die Verbindung der Labialganglien mit den cerebralen soll keine Zellen enthalten, welche umgekehrt dem mittleren Theile zwischen den Labialganglien zukommen.

Fig. 83.



Nervensystem von *Acmaea fragilis*.
C Cerebralganglion. *Cc* Cerebralcommissur. *c.v* Visceralcommissur. *P* Pedalstrang. *Rpg* Rechtes Pleuralganglion. *b* Kiemennerv. *Lon* Linker Osphradialnerv. *Log* Linkes Osphradialganglion. *oc* Opticus. *t* Tentakelnerv. *N* Mantelrandnerv. *Lbc* Buccalconnectiv. Nach Wilcox.

Vorn gehen die Cerebralganglien in die Cerebralcommissur allmählich über, hinten in die Cerebropleural- und Cerebropedalconnective. Aus ihrer oberen Fläche entspringen vorn der Seh- und der Fühlernerv, dann zwei oder drei Nerven an die Kopfhaut und endlich drei feinste Nerven an die Buccalmusculatur. Aus der Cerebralcommissur, die im Bogen verläuft, entspringen nach Haller jederseits drei oder vier Nerven für die Oberlippe.

Die sechs Cerebralnerven versorgen nach Wilcox die Hinterlippen, die unteren Theile des Vorderkopfes, den Fühler, die Fühlerbasis, das Auge und den oberen Theil des Vorderkopfes. Die Cerebralcommissur ist nervenfrei.

Die Buccalganglien gehen hufeisenförmig von rechts und links in einander über, die Buccalconnective entspringen nach Wilcox aus den Labialganglien.

Da das linke Pleuralganglion etwas stärker ist als das rechte, ist das linke Cerebropedalconnectiv um ebensoviel kürzer. Die Pleuralganglien gehen noch ohne Grenze in die Pedalganglien über. Die Pedalganglien sind mit ihrem Vorderende wieder durch eine gangliöse

Digitized by Google

Brücke, nach Art eines Markstranges, verbunden, also nicht durch eine eigentliche Commissur. Aus dieser Brücke entspringt jederseits ein feiner Nerv für das Subradularganglion. (Von diesem giebt Wilcox nichts an. Pelseneer verneint es für alle Gastropoden und erklärt die Subradularnerven Haller's für Muskelzüge! Es würde also auch nicht einmal ein Nervenrest bleiben.) Nach aussen und hinten verschmälern sich die Pleuralganglien in die Mantelstränge, welche sich hinten zum Ringe schliessen. Vorn aus der Uebergangsstelle entspringen jederseits zwei oder drei Nerven für den vorderen, über dem Kopfe gelegenen Manteltheil. Die Mantelstränge, viel schwächer als die Pedalstränge, sind doch echte Markstränge, die einen dünnen Belag von Ganglienzellen besitzen, höchstens drei bis sieben Zellen in einem Querschnitt; sie reichen nicht mehr aus, eine völlige Rinde zu bilden. Von den Mantelsträngen gehen zweierlei Nerven ab, solche für den Mantelrand in ziemlich gleichmässigen Abständen und solche für den Schalenmuskel. Einige von diesen gehen in die Pedalstränge über. (Zur Zygoneurie kommt es nicht nach Pelseneer.)

Wilcox' Angaben lauten für *Acmaea* wesentlich abweichend. Es existirt ein geschlossener Mantelringnerv, welcher jederseits durch zwei oder drei Nerven, die in verschiedener Weise mit ihren Wurzeln verschmelzen können, mit dem Pleuralganglion verbunden ist.

Die Visceralcommissur, welche die Achterschlinge bildet, ist kurz. Sie liegt bei den Docoglossen fast ganz in der rechten Körperhälfte (Pelseneer). Die Supraintestinalcommissur, anfangs noch mit einigen Ganglienzellen, ist kürzer als die Subintestinalcommissur. Vom Supraintestinalganglion geht ein kräftiger Nerv zum linken Osphradium, ein schwächerer zur Kieme und ein noch schwächerer zum Vorhof des Herzens. In der Visceralcommissur lagert hinten das hintere Eingeweide- oder Intestinal oder Abdominalganglien.

Nach Wilcox ist die Visceralcommissur bei *Acmaea* sehr variabel; zu einer eigentlichen Streptoneurie kommt es nur selten, es handelt sich wohl um Verkürzung. Die Querschnittbilder geben kaum genügende Klarheit. Ein in der Commissur mehr links gelegener Zellkern ist wohl das Abdominalganglion. Vorher giebt die Schlinge zwei starke Nerven ab. Der eine beginnt als Markstrang, verliert bald die Zellen und schwillt, nach links über den Oesophagus getreten, zum Kiemenganglion an, an der Basis des linken Osphradiums, der Kiemennerv zieht bis zur Kiemenspitze und biegt dann um. Der andere Nerv scheint das rechte Osphradium zu versorgen.

Die Pedalstränge divergiren bis zur Mitte der Sohle, um sich dann wieder zu nähern. Sie sind durch acht bis zehn Quercommissuren unter einander verbunden, die letzte ist die stärkste; einige von den Commissuren verbinden sich wieder unter einander. Die Längsfurche (s. o.) fehlt den Strängen. Die Nerven, die von ihnen ausgehen, sind erstens die starken Nerven, die sich im Fusse verästeln, ferner feine und feinste

Digitized by Google

Aeste, die dorsal und lateral herauskommen, erstere für laterale Theile des Fusses, letztere für die Fussarterien.

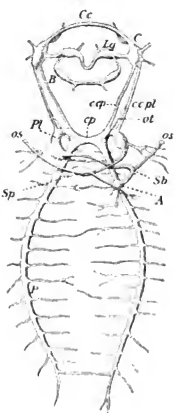
Nach Wilcox hat *Acmaea* ausser der vorderen Hauptcommissur nur zwei secundäre Commissuren am Hinterende.

Cyclobranchien.

Die Unterschiede von den eben geschilderten sind gering. Die Uebereinstimmung übergehe ich. Ergänzungen gebe ich.

Die innere Ausladung des Cerebralganglions gliedert sich allmählich zu einem gesonderten Labialganglion ab, das mit jenem durch eine Commissur verbunden ist. Sie ist am kürzesten und noch nicht ganz zellenfrei bei *Nacella vitrea*, deren Schlundring überhaupt der concentrirteste ist, sie nimmt zu bei *N. radians* und noch mehr bei *Patella*. In Wahrheit kommt die Commissur nach Haller nicht aus dem Cerebralganglion, sondern vom pleuropedalen Theile der Fussstränge und durchsetzt jene nur. Die Labialganglien verbinden sich jetzt deutlich durch eine kurze Commissur, doch lässt diese wiederum keine Fasern zwischen den Ganglien hinüberwechseln, sondern es handelt sich um ein Chiasma, die Fasern vom linken Labialganglion treten als Nerv nach der rechten Seite des unteren Mundumfanges aus und umgekehrt. Nach Pelseneer ist es eine echte Commissur. Vom vorderen Rande jedes Labialganglions gehen vier Nerven aus, drei schwache und ein starker zu den Lippen; vier hintere gehen zur Musculatur hinter den Lippen.

Fig. 84.



Nervensystem von *Patella*. Buchstaben wie in Fig. 83. Dazu *Lg* Labialganglion. *B* Buccalganglion. *Pl* Pleuralganglion. *Sp* Supra-, *Sb* angedeutetes Subintestinalganglion. *A* Abdominalganglion. *cp* Pedalcommissur. *ccp* Cerebropedalconnectiv. *ccpl* Cerebropleuralconnectiv. *ot* Acusticus. *os* Osphradium. Nach Lang, bez. Bouvier und Pelseneer.

Von den Cerebralganglien geht nach Bouvier noch je ein Parietalnerv nach aussen ab. Der Opticus giebt wiederholt Zweige ab, ehe er das Auge erreicht (Gibson).

Die Länge der Connective richtet sich nach der Grösse des Pharynx, sie ist entsprechend bei *Nacella* beträchtlicher als bei *Patella*. Die vordere Markverbindung der Pleuropedaltheile ist wesentlich kürzer als bei den Acmaeiden, bei *Patella* am kürzesten. Das rechte Pleuralganglion, ebenso wenig scharf abgetrennt, liegt weiter nach vorn als das linke, im Gegensatz zu den Monobranchien. Die Pleuropedalconnective verschmelzen hinten mit den cerebropedalen.

Von den Cerebropedalconnectiven geht je ein Nerv zur hinteren Wand des Kopfes. Die Pedalstränge haben ausser der vorderen Markverbindung nur noch zwei Commissuren, eine vordere schwächere und

Digitized by Google

eine stärkere hintere. Die Nerven sind folgende: Vorn strahlen zwei starke Nerven in den vorderen Fusstheil aus. Weiterhin unterscheidet Bouvier: die starken tiefen Fussnerven nach unten und aussen, die feineren oberflächlichen Nerven nach aussen zu den oberen Fusstheilen und zum Schalenmuskel und die inneren Fussnerven für die medianen Theile, sie sind von wechselnder Dicke und entsprechen sich rechts und links nicht. Hinten lösen sich die Pedalstränge in eine Anzahl Nerven auf.

Von den Cerebropleuralconnectiven und den Pleuralganglien (Pallialganglien Bouvier) gehen jederseits zwei Nerven zu den hinteren Kopftheilen. Ein anderer Nerv scheint von den Pleuralganglien nach aussen zu den vorderen Theilen des Schalenmuskels zu gehen.

Der hintere Pallialstrang (oder Mantelring) weicht stärker ab. Nach Haller wechselt seine Dicke sehr und zwar unregelmässig. Nur den dicksten Stellen sind noch Ganglienzellen angelagert. Die dünnen Stellen sind dadurch zu erklären, dass sich weiter median im Mantelrande Ganglien ausbilden, welche mit dem Randstrange durch mancherlei Anastomosen verbunden sind. Der Anfang des Pallialstranges giebt einen Nerven ab für die vorderen Mantelpartieen (Bouvier).

Ueber das Supra- und das Subintestinalganglion spricht sich Bouvier nicht ganz klar aus. Sie scheinen in der Visceralcommissur nur angedeutet und fast rudimentär zu sein. Das erstere entsendet einen Nerven (Commissur) zum Ganglion des linken Osphradiums, ebenso das Subintestinalganglion zum rechten. Vom linken Osphradialganglion gehen drei oder vier Nerven aus, theils zu den Muskeln, theils zu den abführenden Gefässen der vorderen Kranzkiemenblättchen. Ein weiterer Nerv geht bis zum Mantelrand mit einem Zweig gegen die Vorkammer, er entspricht dem Kiemennerven der Acmaeiden. Vom Visceralganglion gehen bei *Patella* drei Nerven aus, der stärkste versorgt das Herz, die linke Niere, das Rectum und verzweigt sich noch sehr reich dahinter in den Eingeweiden, ein feinerer, bei *P. Lamarcki* zwei, versorgt die rechte Niere und zieht weiter nach hinten, ein noch feinerer scheint zum Pericard zu gehen.

Die Buccalconnective von *Patella* senden einen feinen Nerven zu der unteren vorderen, die Buccalganglien geben einen dicken Nerven zur seitlichen vorderen Pharynxmusculatur. Drei oder vier Nerven gehen vom inneren Rande jedes Buccalganglions ab, die feinen zum Eintritt des Schlundes, der stärkste, dessen vorderer Ast das Pharynxdach versorgt, zieht am Schlund entlang. Ein weiterer derber Nerv giebt einen feinen Ast an die Radulascheide, einen stärkeren an die hintere Pharynxmusculatur.

2) Rhipidoglossen.

Die hohe Aehnlichkeit der zygobranchen Rhipidoglossen mit den Docoglossen ist bereits erwähnt. Andererseits wird bei den Neritiden und Heliciniden ein hoher Grad der Concentration erreicht, wobei

Digitized by Google

Trochiden und Turbiniden eine mittlere Stellung einnehmen, indess ohne scharfen phylogenetischen Anschluss. Die Pedalganglien behalten durchweg die Form von Marksträngen bei. Am Vorderrande der Sohle bilden die Fussnerven nach Brock ein Nervennetz, aber ohne die umschriebenen Ganglien der höheren Formen. Die Maschen des Netzes sind von Zellen umkleidet. Erwähnt sei, dass Haller die für diese Gruppe so wichtige Labialcommissur, dem wahren Faserverlauf nach, aus den Pleuralganglien herleiten will, wie er sie ebenso als nebensächliche Anastomose betrachtet.

Pleurotomaria.

Von Bouvier und Fischer*) ist mir die ausführliche Darstellung erst nach Fertigstellung dieses Abschnittes zugegangen, daher ich nur den Text zu berücksichtigen in der Lage bin, ohne Abbildungen geben zu können. Die Cerebralganglien sind durch eine sehr breite Cerebralcommissur verbunden, von der noch (ähnlich *Haliotis*) die oberen und seitlichen Lippennerven entspringen. Zwei weitere Lippennerven entspringen vom Vorderrande der Ganglien, der nächste von der Basis des Labialvorsprungs, der weiterhin noch einen abgiebt; Anfangs ist der Vorsprung breit, median aber rein faserig als Labialcommissur. Augen- und Ohrnerven kommen vom äusseren Umfange, der letztere verschmilzt mit dem Cerebropallialconnectiv. Die Buccalconnective kommen vom Labialvorsprung und durchsetzen die Musculatur der Buccalmasse, an die sie einige Nerven abgeben. Die Buccalganglien bilden ein Hufeisen, durchweg gangliös und von gleicher Breite. Die Nerven der Buccalganglien sind wenig, aber dick, jederseits drei, zwei entspringen vorn, einer hinten; von den ersteren ist der eine mit Zellen durchsetzt. Das Cerebropedalconnectiv ist stärker als das cerebropleurale, das divergirend dahinter liegt. Die Divergenz erreicht rechts ihr Maximum weiter vorn als links. Sie geben Nerven zur Körperwand, das cerebropedale zwei, das cerebropleurale einen. Die Visceralcommissur entspringt von den letzteren, ohne dass sie zu Pleuralganglien anschwöllen. (In diesem Falle hat der französische Ausdruck „Connectif cérébro-pallial" für Cerebropleural- und Pleuropedalconnectiv volle Berechtigung.) Die Pedalstränge („cordons palléo-pédieux") spalten sich nicht vor der vorderen Pedalcommissur, sondern bilden nur eine Verlängerung, die vorn die beiden Stammconnective aufnimmt (während sie sonst sich gleich gabeln für diese Connective und ausserdem die Visceralcommissur aus dem oberen Ast entsenden, s. u.). Eine Lateralfurche läuft an der Verlängerung entlang bis zum Vorderende; der obere Theil der Stränge ist daher pallial, der untere pedal. Die Nerven, welche vom oberen Theil der Verlängerung ausgehen, versorgen die Seitenwände, also den Spindelmuskel, die vom unteren gehen

*) Bouvier, E. L. et Fischer, H., Sur l'organisation des Pleurotomaires. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 126. 1898. p. 1361—1363.

Etude monographique des Pleurotomaires actuels. Arch. zool. expér. et gén. (3.) VI. 1898. p. 115—187. 3 Pl.

Digitized by Google

in den Fuss. Der äusseren Lateralfurche entspricht sogar an den Pedalsträngen eine innere mediale, allerdings in schwacher Ausbildung. Die vordere Pedalcommissur, stark und gangliös, verbindet die beiden Ränder jeder Seite, die (ca. 14) accessorischen nur die unteren, pedalen, sowie sie auch nur Nerven in die Sohle abgeben. Die oberen Theile der Pedalstränge versorgen mit ihren Nerven die Seitenwand, so gut wie der Nerv vom Cerebropallialconnectiv, mit dem Epipodium, die unteren dagegen den Fuss. Von Strecke zu Strecke entspringen gemischte Nerven, an welchen Punkten die Lateralfurche verschwindet. Von der Visceralcommissur wurde nur die Drehung constatirt. Von der Supraintestinalcommissur ging ein schlanker Nerv zur Haut, von der subintestinalen zwei hintere Columellarnerven. Die grossen Mantelnerven waren bei der Erhaltung nicht zu finden, höchstens vielleicht der linke, neben der Wurzel der Subintestinalcommissur entspringend.

Scissurella.

Pelseneer hat zwei Arten untersucht, *Sc. costata* d'Orb. und *Sc. lytteltonensis* Smith. Die Pedalstränge liegen in der Fussmusculatur. An ihrem Vorderende finden sich, gut abgetrennt, die Pleuralganglien, von denen die Visceralcommissur ausgeht, also wesentlich verschieden von *Pleurotomaria*. In der gekreuzten Visceralcommissur liegt das Supraintestinalganglion dicht am Kiemen- oder Osphradialganglion. Die Aehnlichkeit weist auf die Trochiden.

Fissurelliden (XXV, 3).

Die erste Bearbeitung lieferte v. Jhering*) (132), Haller**) (1407, 1411), Boutan (1351—1353) und Bouvier (1363) verbesserten und vervollständigten sie. Die Auffassung, dass die Pedalstränge, durch eine seitliche Längsfurche unvollkommen in zwei geschieden, in Wahrheit die Pallio-Pedalcentren darstellten, wird von Jhering aufgestellt, von Boutan, im Anschluss an Lacaze-Duthiers, verfochten und neuerdings von G. Perrier (Traité de zoologie. fasc. IV. 1897), Bouvier und Fischer festgehalten. Mit Spengel, Haller, Pelseneer, Lang wird hier der umgekehrte Standpunkt vertreten. Dadurch wird selbstverständlich die Homologisirung mit den Amphineuren verschoben. Pelseneer hat neuerdings *Emarginula, Cemoria, Fissurella* und *Scutum* untersucht.

Der Umstand, dass alle Ganglien gelb gefärbt sind und zwar am Eintritte von Commissuren besonders dunkel, erleichtert die Unterscheidung zwischen Ganglien und Nerven.

*) Dazu Jhering's Arbeit: Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden. Morphol. Jahrb. III. 1877.

**) Haller vermeidet, mit Recht, schematische Abbildungen; damit aber verschmäht er es auch oft, zusammenfassende Uebersichtsbilder zu geben. Das macht's schwer genug, aus den zahlreichen Einzelzeichnungen seiner Arbeiten eine Auswahl zu treffen, die genügend wäre, von seinen Ansichten einen plastischen Begriff zu geben.

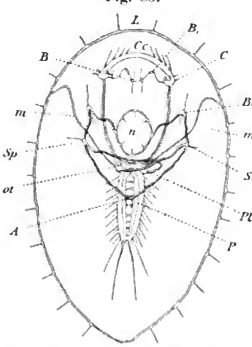
Digitized by Google

Die Cerebralganglien sind abgeflacht, dreieckig und durch eine lange Cerebralcommissur verbunden. Von jedem Ganglion gehen folgende Nerven aus:

1) Der starke Schnauzennerv verläuft schräg nach innen und vorn und giebt vier Aeste nach vorn ab zu Schnauze und Oberlippe, so dass er einfach gefiedert erscheint. Der fünfte Ast, d. h. die Verlängerung des Nerven selbst, verbindet sich mit dem der anderen Seite nach Haller (1407).

2) 3) Zwei schwächere Nerven entspringen aus dem lateralen Rande und versorgen die Kopfhaut, der hintere mit einem *Ramus recurrens*.

Fig. 85.



Nervensystem von *Fissurella reticulata*. Buchstaben wie in den vorigen Figuren. Dazu *Br* Kiemenganglion. *m* Mantelnerv. *n* Analring. *L* Nervenring im Mantel. Nach Boutan.

4) 5) 6) Drei feine Nerven von der medianen oberen Fläche nach hinten und unten zur Buccalmusculatur. Der erste versenkt sich am tiefsten, schlägt sich über die obere Kante des Buccalknorpels und verästelt sich in der medianen Musculatur, die anderen versorgen die seitliche, der eine nach vorn, der andere nach hinten.

7) 8) Lateral entspringen der stärkere Tentakelnerv und der schwache Opticus.

9) Hinten zwischen den Connectiven der Ohrnerv, gleichgiltig, wie weit er völlig frei ist. Dazu die gangliöse Ausladung (saillie labiale); sie ist hier lang und biegt sich bis an den Boden der Mundhöhle, wo sie in vier Aeste zerfällt; sie versorgen nach Haller die Geschmackswerkzeuge, ohne dass es zu einer Labialcommissur käme. Boutan zeichnet eine bei *Parmophorus*, allerdings sehr fein, Bouvier bestätigt sie.

Das Buccalconnectiv entspringt nach Haller neben der Wurzel der Ansladung aus dem Cerebralganglion, während es nach Boutan die Verlängerung derselben bildet. In Wahrheit lässt sich's nach Haller auf die nächste Nähe der Pleuralganglien zurückführen, was Bouvier leugnen würde. Nach diesen giebt das Connectiv wenigstens acht Nerven an die Buccalmusculatur, in der es verläuft.

Die Buccalganglien sind nach Boutan durch eine hufeisenförmige Commissur verbunden, der sich zwei weitere kleinere Ganglien einlagern. Nach Haller und Bouvier ist das ganze Hufeisen gangliös; sein schmaler mittlerer Theil liegt unter dem Anfang des Oesophagus. Haller beschreibt die Nerven folgendermaassen:

10) Am Eintritt des Connectivs entspringt der Nerv des Mundhöhlen-

Digitized by Google

daches. Er giebt zunächst Aeste an die laterale untere Mundecke, verläuft dann nach vorn und oben und versorgt das Munddach.

11) Etwas über ihm entspringt der Nerv der Buccaldrüse, der vorher einen Ast abgiebt, welcher am Schlund nach hinten läuft und in das Vorderdarmnetz übergeht.

12) Ein starker Nerv verläuft auf der Buccalmusculatur, von seinen beiden Aesten geht der eine zum Kropf, der andere zum vorderen Ende des Peritoneums, das als zartes Häutchen über der Bucca liegt.

13) Der Nerv der Radulascheide, in der er sich verzweigt, kommt aus der Stelle, wo die eigentlichen Buccalganglien in das Verbindungsstück übergehen. Diese Nerven bilden nach Bouvier eine Anastomose.

14) Den vorigen gegenüber entspringt von der Innenseite ein Nerv, der theils eine Erhebung der unteren Darmwand an der Umbiegungsstelle des Darmes in die Radulascheide versorgt, theils in den Plexus des Vorderdarmes übergeht.

15) Der obere Oesophagealnerv geht in denselben Plexus auf, nachdem er auf der lateralen Mundwand nach vorn verlaufen, unter der Buccaldrüse nach hinten umgebogen ist und Aeste an den Darm abgegeben hat. Wahrscheinlich wird auch die vordere Aorta, wie bei anderen Prosobranchien, von Darmnerven versorgt.

Das Cerebropleural- und Cerebropedalconnectiv gehen hinten so in eine gangliöse pallio-pedale Masse über, dass man die Grenzen zwischen Pleural- und Pedalganglien nicht scharf ziehen kann, sondern bloss im Allgemeinen aus der äusseren Configuration erkennt.

16) Die Connective geben nach Bouvier bei *Parmophorus* s. *Scutum* eine Menge Nerven ab, theils parietale zur Körperwand, theils epipodiale zu den vordersten Epipodialfühlern.

Die Pedalstränge, etwa dem sechsten Theil der Sohle an Länge gleich, bei *Cemoria* s. *Puncturella* noch etwas gedrungener (1411), etwas leierförmig gebogen, verbinden sich vorn und hinten durch eine gangliöse Commissur, vordere und hintere Querfaserung Haller (1407). Ausserdem wechseln aber ca. 10 reine Fasercommissuren herüber, von denen die letzte oft hinter, oft unter der hinteren Querfaserung liegt. Die mittleren geben nach unten einen Nerven ab, bald mehr von der Mitte, bald von der Seite, auf den ich gleich zurückkomme (3). Uebrigens sind die Pedalstränge nur von dünnen Muskellagen bedeckt und werden nur in der Mitte durch eine derbere Brücke niedergehalten. Ihr Querschnitt ist oval, so dass die grosse Axe des Ovoids nach aussen und oben sieht. Aussen haben sie die schwache Lateralfurche. Nach Pelseneer liegen die kurzen Pedalstränge einfach auf der Musculatur.

Die Fussnerven sind dreierlei:

17) Einige 20 Lateralnerven, wie die meisten Schneckennerven sowohl motorisch als sensitiv, entspringen am oberen Rande; der untere Endast geht in das Ganglion je eines Seitenorgans, der obere verästelt sich in der Leibeswand und versorgt vorn auch die Schalenmuskeln.

Digitized by Google

18) Die stärkeren paarigen Fussnerven treten aus der unteren Hälfte der Pedalstränge sogleich in die Sohle ein. Ihre Endäste anastomosiren sowohl unter einander als mit denen der folgenden.

19) Die unpaaren Fussnerven gehen median in den Fuss; sie sind es, die, bei verwandten Formen als innere Fussnerven frei, hier mit den Quercommissuren verschmolzen sind.

Aus der Wurzel der Pleuralganglien, von denen das rechte vom linken an Umfang etwas übertroffen wird, bez. aus der Pallio-Pedalmasse entspringt jederseits 20) der Mantelnerv, anscheinend nicht ganz symmetrisch; doch liegt der wahre Grund wohl in der Asymmetrie der erwähnten Ganglien. Am Mantelrande angekommen, gehen die Mantelganglien in den von Boutan entdeckten Mantelring über, der gleichmässig im ganzen Mantelrande entlang zieht, von Strecke zu Strecke etwas angeschwollen.

Aus den Pleuralganglien gehen die Commissuren zum Supra- und Subintestinalganglion hervor, von denen die erstere länger ist. Das Supraintestinalganglion liegt der Leibeswand an am Anfang des Magens. Es entsendet drei Nerven:

21) Den starken Nerv zum linken Branchialganglion (s. u.).

22) Einen feinen Nerven zum Darm, am Beginne des Magens.

23) Eine anscheinend unbeständige Faser zum Mesenterium.

Das Subintestinalganglion giebt zwei Nerven ab:

24) Nerv zum linken Kiemenganglion (s. u.).

25) Geschlechtsnerv zur Gonade, an die das Subintestinalganglion grenzt, mit einigen Aesten zum Mesenterium.

Von den beiden Parietalganglien geht die Visceralcommissur weiter zum hinteren Eingeweide-(Visceral-, Abdominal-)Ganglion. Es ist lang spindelförmig und liegt unmittelbar vor dem Nierengange über dem Rectum. Daraus kommen drei Nerven:

26) Der Herzkammernerv, entspringt links, legt sich an die Aorta anterior, der er einen Ast giebt, sendet einen Ast an die Aorta posterior und tritt dann zum Ventrikel.

27) Der Darmlebernerv, aus der Mitte des Visceralganglions, theilt sich in zwei Aeste, den vorderen für Magen und Leber, den hinteren für das Magenende und den Dünndarm.

28) Der Nierennerv geht nach hinten und rechts und verästelt sich auf der Niere.

Hierzu fügt Pelseneer einen reno-analen Nerven. Er geht nach vorn, im basibranchialen Sinus, giebt dabei mehrere Nerven an die rechte Niere und gabelt sich in zwei Zweige, die zum Mantel bis in die Kiemen gehen, am zuführenden Rande.

Die Kiemen- oder Branchialganglien endlich, rund und durch wenig Ganglienzellen nur blass gelb gefärbt, liegen symmetrisch den Kiemenvenen von unten an. Die Nerven sind zahlreich.

Digitized by Google

29) Der Geruchsnerv ist der Hauptstamm, er versorgt ausser dem Osphradium mit feinen Aesten das Gefäss.

30) Venennerven, von denen der letzte weit nach hinten läuft.

31) 32) Zwei vordere Herznerven verlaufen aus dem Hinterende des Ganglions mit der Vene zum Pericard, das sie versorgen, der eine oben, der andere unten.

33) Ein starker Nerv versorgt, nach hinten verlaufend, den Eingeweidesack.

34) Ein feiner Nerv, der sich nicht weiter verfolgen liess.

Es ist wohl der Nerv 31 oder 32, der nach Boutan zum Mantelloch verläuft, hier in die mittelste der drei Falten, die es umsäumen (s. o.), die sensitive also, eintritt und hier einen Analring bildet.

Nach Bouvier (1363) liegen bei Parmophorus im Gebiete der Visceralcommissur wesentlich andere Verhältnisse vor. Es kommt weder zur Ausbildung eines Supra-, noch eines Subintestinalganglions; vielmehr wird deren Stelle lediglich vom Kiemenganglion vertreten; es ist mit der Stelle der Visceralcommissur, wo jene Ganglien zu suchen sein würden, verbunden; auch zweigen sich aus derselben Stelle wohl noch weitere Nerven ab, links einer, wie es scheint, für die linke Vorkammer; ebenso mögen die von den Branchialganglien ausstrahlenden Nerven im Allgemeinen mit den von Haller beschriebenen stimmen; wesentlich darunter sind zwei Mantelnerven jederseits, von denen der vordere sich in den vorderen Manteltheil begiebt, der hintere aber mit dem Hauptmantelnerven, der aus dem Pleuralganglion kommt, anastomosirt und verschmilzt. In dieser beiderseitigen Anastomose haben wir die erste Stufe der Zygoneurie in Gestalt von Zygosen vor uns. Sie ist noch ganz peripherisch.

Ebenso scheinen die verschiedenen von Haller beschriebenen Peritonealnerven, die ich lieber als mesenteriale bezeichnet habe, einer Revision bedürftig.

Haliotis (XXV, 4. 5. 6).

In der klassischen Bearbeitung von Lacaze-Duthiers (1422), als der Grundlage der modernen Kenntniss der Vorderkiemernerven, der nur Cuvier's Abhandlung vorherging, ist das Wenige einzufügen, was Haller (1407) und Bouvier (1363) nachträglich feststellten. Thiele (196) giebt nach Lacaze-Duthiers eine schematische Figur.

Die Verhältnisse liegen im Ganzen so wie bei den Fissurelliden, nur sind die Pedalstränge weniger verkürzt, sie reichen annähernd bis zum Hinterende der Sohle; natürlich fehlen der Analring und ebenso der Mantelring als wirkliche Ringe. Sub- und Supraintestinalganglion sind nicht entwickelt.

Der Stamm der Schnauzennerven ist mit der Cerebralcommissur verschmolzen, so dass die Aeste getrennt von dieser entspringen.

Der Tentakelnerv schwillt oft ein wenig gangliös an.

Digitized by Google

Der Opticus versorgt nicht nur das Auge, sondern giebt auch Zweige an die Haut des Augenfühlers ab, während die distalen Aeste ein Netz um das Auge bilden, mit kleinen Ganglien in den Knotenpunkten.

Der Nackennerv (= Fissurella 2) verzweigt sich auf weithin.

Die Labialcommissur wird von Lacaze-Duthiers als einfache Anastomose dargestellt.

Das Buccalconnectiv entspringt aus der Labialausladung des Cerebralganglions.

Die Buccalconnective geben jederseits folgende Nerven ab:

1) Einen vorderen Nerven für die untere Buccalmusculatur.

2) Drei feine Nerven für die seitlichen und unteren Theile des Pharynx.

Von den Buccalganglien gehen aus:

1) Ein starker Nerv an der Grenze des Connectivs, der nach seiner Verzweigung zwei verschmolzenen Nerven — Fissurella 11 und 12 — entsprechen würde. Der hintere Ast versorgt besonders die Oesophagealklappe und läuft am Oesophagus weiter.

2) Der untere Oesophagusnerv giebt verschiedene Zweige an den Pharynx ab und geht in das Darmgeflecht über, nachdem schon der innere Ast mit dem Partner eine Anastomose gebildet hat.

Vom mittleren Verbindungsstück kommen selbst Nerven, nämlich

3) ein Paar nach hinten bis zur unteren Oesophagealklappe, die sie versorgen;

4) ein medianes Paar zur Zungenscheide, mit einem Muskelast;

5) ein laterales Paar zum breiten, distalen Radulaende.

Die Oesophagealnerven bilden dann auf dem Kropfe ein Geflecht. Lacaze-Duthiers weist darauf hin, dass im Gebiete des willkürlichen Abschnittes Symmetrie herrscht, dass diese aber erlischt, sobald sie, am Oesophagus, als Sympathicus das Gebiet der unwillkürlichen Bewegungen erreichen.

Dass irgendwelche Buccalnerven die Buccalmusculatur versorgen, wird von Haller geleugnet, der die betreffenden Zweige auf das Peritoneum bezieht. Bouvier tritt dagegen mit Bestimmtheit für Lacaze-Duthiers' Darstellung ein.

Die Pedalstränge sind nur vorn durch eine Markcommissur oder Querfaserung verbunden, die hintere fehlt. Ihre Fasercommissuren sind unregelmässig in Bezug auf Abstand und Dicke, manchmal verschmelzen zwei auf halbem Wege. Die Lateralnerven, zum Epipodium (und zur Musculatur), entspringen über der Lateralfurche und bilden ein reiches Maschenwerk mit eingelagerten kleinen Ganglien; die äusseren Fussnerven, unterhalb der Furche heraustretend, bilden ein ähnliches, die inneren Fussnerven entspringen, getrennt, unterhalb der Commissuren.

Die Auffassung der Pedalstränge als zwei gesonderte Centren, Fussnerven und untere Mantelnerven — hat seit Spengel's Nachweis, dass

Digitized by Google

es sich um eine einheitliche Masse handelt, nur noch historisches Interesse; immerhin ist Lacaze-Duthiers' Fund, dass der vorderste Lateralnerv vom Cerebropleuralconnectiv vor seiner Mitte entspringt, auffällig genug.

Die Mantelnerven verhalten sich nach Lacaze-Duthiers folgendermaassen: Der äussere kommt aus dem Pleuralganglion (= Fissurella 21), der andere aus dem Kiemenganglion (= Fiss. 33) jederseits. Die ersteren versorgen die Seitentheile des Mantelrandes, ohne dass sich feststellen liess, ob sie hinten eine Anastomose bilden; die anderen versorgen den Rand der Mantelspalte nebst ihren Tastern und den vorderen Mantelrand, wo sie sich mit jenen treffen. Ihre Aeste bilden durch Anastomosen ein Maschenwerk, das nach dem Rande zu immer feiner wird, mit kleinen Ganglien in den Knotenpunkten. Das Maschenwerk der äusseren und inneren Mantelnerven geht vorn in einander über. Man sieht, wie leicht solche Verbindungen nach Bedarf zu Stande kommen. Lacaze-Duthiers hatte die Anastomose auf der einen Seite gefunden, Bouvier dazu auf der anderen. Damit ist der Anfang jener Verbindungen gegeben, welche schliesslich sich zur zweiseitigen Symmetrie aus und neben der Chiastoneurie centralisiren.

Die Kiemenganglien liefern ausser den inneren Mantelnerven noch den Kiemennerven, der sich gleich spaltet in den Zweig für das Osphradium und den, welcher am abführenden Gefäss entlang ziehend, die Kieme selbst versorgt. Beide gehen vorn an der Spitze der Rhachis in einander über. Das Nähere s. o. unter Osphradium (S. 313).

Von der Visceralcommissur entspringen rechts erst

1) einige feine Hautnerven, welche sogar mit denen der anderen Seite zu anastomosiren scheinen;

2) der Genitalnerv, der Zweige zum Schalenmuskel abzugeben scheint, im Uebrigen aber die Gonade versorgt;

3) der rechte Pericardialnerv, mit einem Zweige für das Pericard und einem für die Eingeweide.

Links entspringen vor dem Supraintestinal-, bez. Kiemenganglion:

4) ebenfalls einige Zweige zur Haut;

5) einige Fäden scheinen zum Oesophagus zu gehen.

Hinter dem Kiemenganglion:

6) der dem Genitalnerven (oder dem rechten Pericardialnerven ?) entsprechende Nerv, der mit einem Zweige das Pericard versorgt, mit den andern sich im Mesenterium und den Eingeweiden verliert, der linke Pericardialnerv.

Aus dem Abdominalganglion (Geschlechtspericardialganglion Lacaze-Duthiers) kommt

7) links an der Grenze der Commissur der mediane Pericardialnerv, theils für die Niere, theils für das Pericard. Ein Zweig anastomosirt mit einem von 6. Diese beiden Pericardialnerven stehen sogar in einer Art von gegenseitiger Ergänzung, indem bald der eine, bald der andere

Digitized by Google

stärker, und der andere entsprechend schwächer ist. Die letzten Aeste aller dieser Nerven sind freilich schwer zu verfolgen und unklar; ein feines Geflecht findet man am linken Pericardium, von ihm gehen Fäden aus in die benachbarten Eingeweide.

8) Ein Paar feine Nerven zur Decke des Visceralsacks anastomosiren und versorgen jedenfalls benachbarte Eingeweide.

9) Der Hauptnerv ist der Rectal- oder obere mittlere Mantelnerv, zum Rectum und seiner Nachbarschaft; ein Paar constante Aeste gehen links zur Niere, ein anderer fast bis an die Kieme; rechts scheint dafür meist nur einer vorhanden.

Trochiden und Turbiniden (XXVI, 1).

Trochus und *Turbo* verhalten sich nach Haller (1407) und Bouvier (1363) ganz übereinstimmend, wobei die früheren Arbeiten von Cuvier, Quoy und Gaimard, Eydoux und Souleyet, Jhering und Lacaze-Duthiers die Vorläufer bilden. Pelseneer hat neuerdings *Trochus* untersucht.

Die Verhältnisse liegen denen von *Haliotis* sehr ähnlich. Als charakterisch ist etwa anzuführen: der Labialvorsprung liefert sowohl die Labialcommissur, als auch die Buccalconnective (Bouvier contra Haller), die Pedalstränge sind durch zahlreiche, aber inconstante Commissuren verbunden, nicht weniger als 32 bei *Turbo rugosus* (1407), vorn stossen sie beinahe zusammen, die vordere Querfaserung ist also sehr kurz. Der vorderste Fussnerv ist sehr stark, beide sind ebenfalls durch eine kräftige Commissur verbunden. Das Supra- und das Subintestinalganglion sind nach Bouvier nicht entwickelt, nach Pelseneer allerdings das erstere. Von ihm zweigt sich der Nerv für das Kiemenganglion ab, der rechts fehlt. Bouvier hat jederseits die Zygose zwischen einem schwachen der von der Visceralcommissur kommenden Nerven mit einem Aste des grossen Mantelnerven nachgewiesen, also die Grundlage der Chiastoneurie. Die Zygose ist links viel kürzer als rechts (Pelseneer). Die Nerven gehen von der Visceralcommissur da ab, wo das Supra- und Subintestinalganglion liegen würden, links also da, wo der Nerv zum Kiemenganglion entspringt. Die beiden vorderen Zweige der Mantelnerven anastomosiren von rechts und links, bilden also einen Mantelring (Pelseneer).

Von Einzelheiten sei Folgendes hinzugefügt:

Von den Schnauzennerven entspringen jederseits zwei vom Cerebralganglion selbst, zwei von dem Labialvorsprung und zwei von der Labialcommissur. Die Cerebralganglien liefern ausserdem je einen Nerven für die Stirnpalmette, für das Tentakel und für den Augenfühler; der erste ist der schwächste. Jeder der beiden letzteren wird von einem Paar feiner Nerven begleitet, welche sich an der Fühlerbasis verzweigen. Der Tentakelnerv scheint geschlossen bis in die Spitze zu verlaufen.

Von den hufeisenförmigen Buccalganglien, die unmittbar unter dem

Digitized by Google

Beginne des Oesophagus liegen (Pelseneer), entspringen jederseits von der hinteren Anschwellung:

ein Radulanerv, mit dem Partner eine Anastomose austauschend;

ein stärkerer Lateralnerv für die hintere untere Musculatur;

von der vorderen Anschwellung:

zwei ziemlich feine Nerven für die seitlichen und unteren Pharynxwände;

zwei starke Nerven neben dem Connectiv; der innere schwächere versorgt die vorderen seitlichen Buccalmuskeln, der äussere den Oesophagealsack, dessen Drüsenfalten, die Speicheldrüsen;

von den Connectiven:

eine Anzahl Muskelnerven für den Pharynx, der stärkste für das Pharynxdach bis unter die Cerebralcommissur.

Die Pedalstränge (Palliopedalstränge der Franzosen) haben die laterale Längsfurche. Sie liegen, zum mindesten bei *Trochus* und *Stomatella*, in der Musculatur (Pelseneer). Die entsendeten Nerven entsprechen ganz denen der vorigen Formen. Die Epipodialnerven entspringen sowohl über als unter der Längsfurche, so dass von einer morphologischen Trennung beider Theile nicht die Rede sein kann (Pelseneer). Das Cerebropleuralconnectiv giebt einen parietalen Nerven ab zur Haut hinter der Schnauze.

Aus der den Pleuralganglien entsprechenden Masse des verschmolzenen suboesophagealen Centrums geht rechts und links ein kräftiger Perietalnerv zur Haut. Der linke Mantelnerv entspringt in Wahrheit von der Visceralcommissur, der rechte zeichnet sich durch besondere Stärke aus, er giebt anfangs Muskelzweige ab, besonders für den Columellaris, nachher Zweige für die Haut, endlich löst er sich in der rechten vorderen Mantelhälfte auf, nachdem er die Anastomose von der Visceralcommissur erhalten hat, welche selbst schon Zweige zum Mantel abgegeben hat, über und unter dem Analrohr in die Kiemenrhachis und an der Stelle der verlorenen Kieme.

Der Hauptcolumellarnerv kommt indess nicht von rechts, sondern vom linken Pleuralganglion. — Das Kiemenganglion hat zwei Nerven, für das Osphradium und für die Kieme (s. o.). Einen starken Ramus recurrens an der Kieme konnte Bouvier nicht finden (contra Haller). Hinter den Nerven zum Kiemenganglion giebt die Visceralcommissur noch vier Nerven ab, drei zur Kieme, den letzten zur Vorkammer.

Vom Visceral- s. Abdominalganglion geht in der Verlängerung der rechten Visceralcommissur der grosse Visceralnerv ab, er versorgt besonders Gonade und Leber. Rechts tritt der Rectogenitalnerv heraus, geht zwischen der conischen Nierenöffnung und der Genitalspalte hindurch und endigt am grossen Quergefäss des Manteldachs. Nach hinten schickt er zwei lange Zweige zur Gonade, nach vorn einen zur Nierenöffnung und einen kleineren zum Rectum; der Hauptast zum Rectum verlässt ihn indess auf dem Quergefäss und giebt Zweige in die linke Hypobranchialdrüse. Noch zeigt sich ein Nieren-Herznerv auf der oberen Nierenwand.

Digitized by Google

Sogen. orthoneuroïde Rhipidoglossen (Neritiden und Heliciniden).

Die höheren oder doch abweichenden Rhipidoglossen werden von Bouvier als Orthoneuroïde zusammengefasst. Es gehören hierher Arbeiten über Neritiden, besonders Neritina fluviatilis; von Quoy und Gaimard, Claparède (1375), Lacaze-Duthiers, Jhering, mir (192), Haller (1411), über *Helicina* von Isenkrahe (1419), über beide und *Navicella* s. *Septaria* dazu von Bouvier (1363), von Boutan (1356) über *Nerita* und *Navicella*, schliesslich von Haller, dazu Bemerkungen von Pelseneer und Brock (1372).

Ich halte mich zuerst an Bouvier und gebe dann die wesentlich abweichenden Resultate von Boutan und Haller (1411) für die Neritiden, wodurch die allzu auffälligen Differenzen wieder ausgeglichen werden. Nach dessen Untersuchungen scheiden die Neritiden aus den Orthoneuroïden aus, und es ist zu erwarten, dass auch die Heliciniden als solche gleichfalls einem erneuten Angriff weichen werden.

Der wesentlichste Unterschied gegen die vorigen sollte in der ausserordentlichen Verkürzung der Visceralcommissur bestehn und in etwas stärkerer Sonderung der suboesophagealen Ganglien, die allerdings noch bis zur Berührung zusammenstossen. Alle Knoten, mit Ausnahme des Visceralganglions, sollten im Schlundring concentrirt sein. Nur die Pedalganglien sind noch Markstränge; die Labialcommissur existirt noch. Wir haben also: zwei durch eine lange Commissur verbundene Cerebralganglien, unter dem Schlunde die Pedalstränge, zwei Pleural- s. Pallialganglien, ein an das rechte Pleuralganglion stossendes Subintestinalganglion, das durch eine kurze, bei *Helicina* bis auf Null reducirte Visceralcommissur mit dem linken Pleuralganglion verbunden ist, ein weit hinten gelegenes Visceral- s. Abdominalganglion, das durch einen langen Nerven mit dem Subintestinalganglion zusammenhängt. (Dieser Nerv wurde von Brock und Pelseneer als eine Verschmelzung beider Zweige der Visceralcommissur gedeutet.) Die Pedalcommissur, bez. das Vorderende der Pedalstränge, bildet mit den Pleuralganglien, dem Subintestinalganglion und der vermeintlich kurzen Visceralcommissur einen ziemlich engen Ring unter dem Pharynx. Es käme also zu keiner Achterschlinge. Die Pleuralganglien liegen symmetrisch, doch ist das rechte grösser.

Neritiden (XXVI, 2).

Nach Boutan und Haller sowie Bouvier's späterer Untersuchung liegt ächte Chiastoneurie vor. Da die verschiedenen Gattungen und Arten sehr übereinstimmen sollen, ist es unnöthig, oft ins Einzelne einzugehen. Die Autoren weichen in verschiedenen Punkten von einander ab, es gilt daher zu combiniren. Haller leugnet, wohl mit Unrecht, die Labialcommissur. Aus dem Cerebralganglion entspringen jederseits acht Schnauzennerven, drei von den Ganglien selbst, zwei von der Basis des

Digitized by Google

Labialvorsprungs, zwei von seiner Vorderfläche und der letzte von der Labialcommissur; dazu der starke Fühlernerv mit zwei feinen Fäden, daneben zur Musculatur der Tentakelbasis, der feine Opticus-, und ein Nackennerv. Der Labialvorsprung nimmt an Länge ab bei *Navicella* und noch mehr bei *Neritina*, bei welcher letzteren auch kein Nerv mehr von der Labialcommissur entspringt.

Das linke Pleuralganglion hat nach links eine Ausladung, welche von den Vorgängern als Subintestinalganglion gedeutet wurde. Diese Ausladung, zugleich die vordere Anschwellung der Subintestinalcommissur, verbindet sich mit dem rechten Pleuralganglion, das sich über dieser Verbindungsstelle nach vorn schlägt, um sich dann zur Supraintestinalcommissur zu verdünnen, die sich in scharfem Winkel nach hinten umschlägt. Haller deutet, jedenfalls mit Recht, die Verbindung beider Pleuralganglien als eine hochgradige Zygose mit starker Verkürzung. Die Pedalstränge haben nur eine vordere Querfaserung, keine hintere. Haller wies an ihnen ausserdem 14—18 Commissuren nach, mit mancherlei Verschmelzungen, welche die Zahl unsicher machen. Boutan zeigte das peripherische Netzwerk der Fussnerven. Die Stränge sind vorn geschwollen; die Nerven nach Richtung und Sonderung die üblichen.

Vom Cerebropedalconnectiv entspringt ein Nackennerv.

Von den Buccalconnectiven entspringen noch Nerven zu den vorderen Pharynxtheilen; die Buccalganglien werden allmählich mehr abgerundet, doch bilden sie bei *Nerita* noch immer das Hufeisen, gerade aus der Medianlinie entspringt ein unpaarer Nerv zur Radulascheide. Selbstverständlich geben auch die Ganglien selbst Nerven zum Pharynx etc.

Aus den Pleuralganglien treten nach Haller rechts zwei, links drei Mantelnerven lateralwärts ab, die grossen Mantelnerven, von denen die linken zum Supraintestinalganglion in Beziehung treten (s. u.). Unter ihnen kommen noch je zwei Mantelnerven, und nach innen von diesen je zwei Columellarnernen für den bilateral entwickelten Schalenmuskel. Von den grossen Mantelnerven giebt Boutan an, dass sie, von rechts und links commissurirend, einen fortlaufenden Ring um den Mantel bilden. Die Nerven darunter sind nach ihm Epipodialnerven, jederseits mehrere. Der vordere sendet, auffallend genug, jederseits eine Anastomose zum Cerebropedalconnectiv, wie denn auch Bouvier angiebt, dass aus der Basis des Cerebropedalconnectivs ein feiner Epipodialnerv zu den vorderen rudimentären Epipodialwülsten abgehe.

Das Subintestinalganglion ist nach Haller lang und schmal, mit mehreren Nerven zu Uterus oder Samenrinne und zum Vorderdarm.

Die Supraintestinalcommissur ist so fein, dass sie den Eindruck macht, als ob sie im Schwinden begriffen sei (Boutan). Auch das Supraintestinalganglion ist klein. Es steht durch eine kurze Commissur mit einem gangliösen Plexus der zwei hinteren, linksseitigen grossen Mantelnerven in Verbindung (Haller). Dieser Plexus kann aus zwei kleinen

Digitized by Google

Ganglien, je an einem der Nerven, bestehen, so, dass Nervenstränge, die aus ihnen austreten, sich zu je einem aneinanderlagern und mit dem Supraintestinalganglion ebenso eine Scheinverbindung hergestellt wird, er kann auch mehr zu einem abgerundeten Ganglion consolidirt sein.

Das Supraintestinalganglion giebt einen Nerven an das Osphradium*), andere an die Kieme. Kiemennerven kommen ausserdem aus der hinteren linksseitigen Visceralcommissur, deren letzter allerdings an den Vorhof geht.

Es sind zwei Abdominalganglien vorhanden, beide langgestreckt und nur durch eine kurze Commissur verbunden. Das linke ist länger und liefert einen Herzkammer- und zwei Magennerven. Ausserdem gehn aus seiner rechten Hälfte drei Nerven ab, die sich sogleich in ein kleines rundes Ganglion einsenken. Dieses wiederum entsendet Nerven, von denen einer sich mit einem noch kleineren Ganglion verbindet, das mit einem längeren Nerven aus demselben Abdominalganglion zusammenhängt. Diese kleinen Ganglien geben zahlreiche Nerven an die Niere. Das rechte Abdominalganglion entsendet einen starken Nerven an den Vorderdarm und einen anderen an die Gonade.

Nerven zum Subradularorgan, welche Haller angiebt, wurden nach Pelseneer natürlich wieder nur Muskelfaserzüge sein.

Helicina.

Der oder die Schlundringe sind enger, entsprechend der kleineren Bucca. Der Labialvorsprung, der die Buccalconnective abgiebt, ist nur noch kurz. Die Buccalganglien haben sich abgerundet. Der fragliche Epipodialnerv war nicht zu finden, dafür der benachbarte Parietalnerv stärker, oft verschmelzen mehrere Nervenwurzeln zu einem Stamm, so jederseits Mantel- und Columellarnerv. Das Subintestinalganglion ist kaum stärker als der von ihm ausgehende Strang zum Abdominalganglion. Dieser tauscht eine freie Anastomose aus mit dem linken Mantel-Columellarnerven. Die Pedalstränge sind einander mehr genähert und durch zahlreiche Commissuren verbunden.

Bei *H. brasiliensis* sind die Cerebralganglien enorm, die sämmtlichen Schnauzennerven entspringen vom kugeligen Labialvorsprunge, das Subintestinalganglion verschmilzt fast mit dem rechten Pleuralganglion.

3) Monotocardien.

Wenn man dem Nervensystem nach wohl die Taenioglossen, Heteropoden und Stenoglossen bestehen lassen kann, so macht die Eintheilung der zahlreichen Taenioglossen Schwierigkeiten. Bouvier nimmt die secundäre Symmetrie durch Zygosen zum Grunde und unterscheidet Dialyneure und Zygoneure, bei welchen letzteren das Subintestinalganglion

*) Boutan zeigt — obere Abbildungen —, dass das Osphradium, auf der Kiemenrhachis gelegen, Einsenkungen oder Krypten hat, in denen die Nervenendigungen überwiegen, also ein weiterer Fall von Einstülpungen des Osphradiums (die andern s. o.).

Digitized by Google

durch eine Commissur direct mit dem rechten Pleuralganglion verbunden ist. Haller stützt sich auf meine Angabe, wonach bei *Paludina* anstatt der umschriebenen Pedalganglien noch lange Markstränge vorhanden sind, die einige Commissuren austauschen. Als Architaenioglossen mit solchen Pedalsträngen fasst er die Cyclophoriden, Paludiniden und Cypraeiden zusammen, er stellt ihnen die Neotaenioglossen mit umschriebenen Pedalganglien gegenüber und theilt sie je nach der Weite des Schlundrings in brevicommissurate und longicommissurate ein.

Jedoch muss gleich bemerkt werden, dass keine von diesen Eintheilungen durchgreifenden Werth besitzt. Bouvier's System wird z. B. durch die Melaniiden und Cerithiiden gekrenzt, welche sowohl dialyneure als zygoneure Formen enthalten. Gegen Haller's Architaenioglossen lässt sich geltend machen, dass Bouvier Cypraeiden nachwies mit umschriebenen Pedalganglien, *Pedicularia* nämlich. Auch hat Haller weder die sogenannten Ptenoglossen berücksichtigt, noch die Heteropoden. Dadurch allein wird seine Eintheilung, in Bezug auf Schärfe wenigstens, fast wieder umgestossen. Die Xenophoriden allein schon machen eine scharfe Trennung fast unmöglich, da sie von Haller anfangs noch zu den brevicommissuraten Neotaenioglossen gestellt werden, von Bouvier aber unter die, welche nach Haller longicommissurat sein sollen, eingereiht sind. Haller schliesst sich nachträglich an.

Gleichwohl folge ich Haller als dem jüngsten Bearbeiter, wenigstens in den gröbsten Umrissen.

Als wesentliche Fortschritte sind ausser der Herausbildung der Zygoneurie anzuführen: Concentration der Ganglien zu umschriebenen Knoten, zuletzt erst an den Pedalganglien durchgeführt, zuerst wohl an den Buccalganglien, also eine histologische Differenzirung, — immer stärkere Beschränkung der Nerven auf die Ganglien unter Schonung der Connective und Commissuren, — Zurücktreten der peripherischen Maschen- und Netzwerke. Auch das Ungleichwerden der beiden Stammconnective, der cerebropedalen und cerebropleuralen, lässt sich anführen, insofern, als oft die Pleuralganglien nach den Cerebralganglien, unter Umständen bis zur Berührung und Verschmelzung sich verschieben.

α. Architaenioglossen.

Wenn wir die Taenioglossen mit Fussmarksträngen zusammenlassen, so ist ohne Weiteres klar, dass sie weit auseinanderliegende und verschieden organisirte Familien darstellen, die Cyclophoriden auf dem Lande, die Paludiniden im Süsswasser, die Cypraeiden marin.

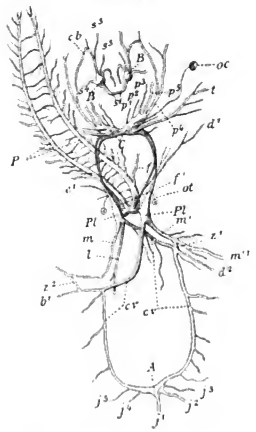
Cyclophoriden.

Die Cyclophoriden, von denen Bouvier (1363) zwei Cyclophorus (*C. tigrinus* und *Pfeiferi*), einen Cyclotus und den einzigen Cyclosurus untersuchte, sind nach diesem Autor wahre Uebergangsformen zwischen chiastoneuren Rhipidoglossen und Taenioglossen.

Digitized by Google

Die Cerebralganglien sind durch eine kurze Commissur verbunden. Von ihnen gehen nach einander von der medialen Seite nach der lateralen folgende Nerven ab: der obere Schnauzennerv, drei Schnauzen-Lippennerven vom Labialvorsprung, dazu ein vierter, der sich gabelt: der eine Zweig müsste mit dem Partner die Labialcommissur bilden, die indess fraglich ist, der andere ist das Buccalconnectiv. Der feine, unverzweigte Opticus entspringt vom starken reich verzweigten Tentakelnerven, der von einigen zarten Kopfnerven begleitet ist, weit getrennt.

Fig. 86.



Nervensystem von *Cyclophorus*. Buchstaben wie vorher. Dazu *p* Schnauzen- und Lippennerven. *s* Buccalnerven. *j* Eingeweidenerven. *c.b* Buccalconnectiv. *z* Zygose. *oc* Auge. *f* Fussnerven. *e* Parietalnerven. Nach Bouvier.

Die Buccalganglien sind abgerundet. Das Buccalconnectiv giebt ein Paar feine Radulanerven ab. Die Ganglien entsenden je vier Nerven für die Buccalmusculatur und die Speicheldrüsen.

Die beiden Stammconnective jederseits sind von annähernd gleicher Länge.

Die Pleuralganglien liegen bei Cyclophorus ganz nahe an den Pedalsträngen, etwas schärfer runden sie sich ab bei Cyclotus, und bei Cyclosurus entfernen sie sich so weit, dass deutliche Pleuropedalconnective sichtbar werden. Sie entsenden rechts und links einen Mantelnerven. Das Cerebropleuralconnectiv giebt vorher einen Haut- oder Parietalnerven ab hinter dem Fühler. Der linke Mantelnerv giebt eine Anastomose zum Lungennerven (s. u.); ausserdem entspringt aus dem linken Pleuralganglion der Columellarnerv. Der rechte Mantelnerv ist schwächer als der linke, er giebt zunächst zwei Parietalnerven den Ursprung, dann, bei Cyclophorus, der Zygose zum Subintestinalganglion, endlich verzweigt er sich im Mantel.

Die Visceralcommissur bildet höchstens ein minimales Supraintestinalganglion. Von ihm entspringt der starke Lungennerv, der die Zygose zum linken Mantelganglion giebt (s. o.). Dazu kommen noch ein Paar zartere Lungennerven.

Auf dem Wege zu dem kaum entwickelten Subintestinalganglion giebt die Visceralcommissur bei Cyclophorus drei Parietal- und Columellarnerven ab, dann die kurze Zygose zum rechten Pallialnerven, dann zwei starke Nerven, von denen der eine oberhalb des letzteren zum Mantel geht und auch Zweige zum Ende des Rectums und zum Nierengang abgiebt, der andere zur Haut geht als Parietalnerv. Bei Cyclotus und Cyclosurus ist das schwache Subintestinalganglion direct mit dem

Digitized by Google

rechten Pleuralganglion verbunden, so dass sie zygoneur sind im Gegensatz zum dialyneuren Cyclophorus. Weiterhin giebt die Visceralcommissur noch wenigstens sechs Nerven ab zum Mantel und zur Recto-Genitalgegend, sowie zwei zur Eiweissdrüse.

Das dreieckige Abdominalganglion endlich giebt von rechts nach links ab: einen Genitalnerven, einen Nerven für die Spira, den Nierennerven, den Herznerven und einen feinen Pericardnerven.

Vom Cerebropedalconnectiv entspringt jederseits ein Parietalnerv, der rechte versorgt ausserdem den Penis.

Die Pedalstränge, schwach leierförmig, concentriren ihre Ganglienmasse bei Cyclotus schon etwas mehr nach vorn. Sie sind durch zahlreiche Commissuren verbunden.

Paludiniden.

Wenn einerseits die Gruppe auf die Viviparen beschränkt erscheint, so dass *Bythinia* ohne Weiteres auszuschliessen ist, so gehören andererseits zwei Formen vom Tanganyika-See hierher, *Neothauma* und *Nassopsis*, in verschieden naher Verwandtschaft.

Paludina

Cerebralganglien und Cerebralcommissur wie bei den vorigen (1363). Labialvorsprung gross. Es kommt zur Bildung der Labialcommissur. Der rechte Fühlernerv ist natürlich auch Penisnerv, ohne wesentliche Verstärkung.

Die Buccalganglien sind länglich, gegen ihre Commissur wenig abgesetzt.

Die Connective jederseits sind ungleich, da die Pleuralganglien nach den Cerebralganglien hin sich verschieben. Das rechte Cerebropleuralconnectiv ist noch kürzer und dicker als das linke; beide sind gangliös, also Markstränge.

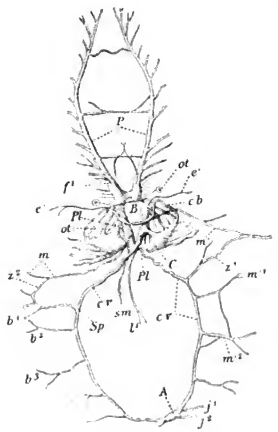
Die Pedalstränge, in ihrem Verlauf leierförmig, sind noch durch drei Commissuren verbunden, ausser der vorderen kurzen und breiten Commissur oder Querfaserung. Dazu kommt eine Anastomose zwischen zwei inneren Zweigen, die von den vorderen Fussnerven ausgehen. Die Commissuren sind nicht ganz regelmässig, bisweilen mit mehreren Wurzeln; von der zweiten, der längsten, pflegen innere Fussnerven auszugehen, so gut wie vom inneren Rande. Von den zahlreichen Fussnerven sind die beiden vorderen, welche den vorderen Sohlenrand versorgen, bei weitem die stärksten, die übrigen äusseren Fussnerven entspringen ziemlich unregelmässig, rechts meist etwas weniger, aber stärkere als links. Durch periphere Anastomosen kommt ein nervöses Maschenwerk, rings um die ganze Sohle zu Stande.

Vom linken Cerebropleuralconnectiv, rechts vom Pleuralganglion entspringt je ein Parietalnerv.

Digitized by Google

Die Pleuralganglien geben jederseits einen Mantelnerven ab. Der rechte liefert zunächst einen parietalen Ast für die Körperwand, einen zweiten für das falsche Epipodium, bildet weiter eine Zygose mit einem Nerven der Visceralcommissur und verzweigt sich endlich im Mantel. Der linke Mantelnerv verhält sich entsprechend, scheint aber keinen Ast in das kleinere falsche Epipodium zu senden. Besondere Epipodialnerven, je einer jederseits, entspringen vom Pleuropedalconnectiv, kurz ehe es mit dem Cerebropedalconnectiv verschmilzt. Der linke ist schwächer als der rechte. Die falschen Epipodien werden also durchweg nach Art des Mantels innervirt.

Fig. 87.



Nervensystem von *Paludina*. Buchstaben wie vorher. Dazu *sm* Spindelmuskelnerv. Nach Bouvier.

Die Visceralcommissur schwillt, nachdem sie ein Paar feine Parietalnerven abgegeben hat, zum Supraintestinalganglion an; dieser giebt bloss den starken vorderen Kiemennerven ab, der, ausser der Zygose zum linken Mantelnerven, ein halbes Dutzend feine Aeste erzeugt zum Osphradium, einen bis zur vorderen Kiemenspitze; sie anastomosiren unter einander. Hinter dem Supraintestinalganglion entspringen von der Visceralcommissur noch vier oder fünf Kiemennerven, die ähnlich anastomosiren. Der subintestinale Theil der Commissur bildet zunächst, wenig constant, verschiedene Columellarnerven. Zu einem Subintestinalganglion kommt es nicht. An seiner Stelle entspringt der palliale Nerv, der mit dem rechten Mantelnerven anastomosirt. Die Pallioviscerala nastomosen oder Zygosen liegen so peripherisch, dass nur von einem dialyneuren System gesprochen werden kann. Hinter dem rudimentären Subintestinalganglion giebt die Visceralcommissur noch drei, seltener vier Nerven ab.

Das Abdominalganglion versorgt mit wenigstens drei Nerven Gonade, Rectum, Niere, Herz und den oberen Eingeweidesack.

Neothauma.

Sie würde nach Pelseneer ohne weiteres unter Vivipara einzureihen sein, wenn sie nicht nach Moore rechts zygoneur wäre, wie die folgende.

Digitized by Google

Nassopsis.

Diese, bisher zu den Melaniiden gerechnet, finden ihre Stellung nach Moore*) in der Nähe der Paludiniden, vielleicht noch alterthümlicher als diese.

Cerebralcommissur lang. Labialcommissur vorhanden. Pedalganglien zu Marksträngen verlängert mit Strickleitercommissuren. Pleuralganglien von den cerebralen getrennt, wie bei *Paludina*; aber das rechte ist durch ein Connectiv mit dem Subintestinalganglion verbunden, so dass der rechte Mantelnerv nur vom letzteren entspringt. *Nassopsis* ist also zygoneur.

Nach Moore gehört namentlich auch *Paramelania* E. Smith vom Tanganyika mehr in diese Verwandtschaft der Paludiniden und Cyclophoriden, als zu einer anderen lebenden Form.

Cypraeiden (XXVI, 3).

An Stelle der älteren Arbeiten von Poli und Delle Chiaje, Quoy und Gaimard, v. Jhering sind die ausführlichen Beschreibungen von Bouvier (1363) und Haller (1490, II) getreten, wobei letzterer in vielen Stücken von Bouvier abweicht**). Bouvier stützte sich hauptsächlich auf *Cypraea arabica*, zog aber noch eine Reihe anderer Arten heran, darunter *Trivia europaea*. Haller legte *C. testudinaria* seiner ausführlichen Untersuchung zu Grunde.

Als besonders charakteristisch muss an dem weiten Schlundring, im Gegensatz zu den alterthümlichen Fussmarksträngen, das Aneinanderrücken der Cerebralganglien bis zur Berührung und die Verschiebung der Pleuralganglien bis an die Cerebralganglien gelten. Dazu ist das Supraintestinalganglion ebenfalls ganz nach vorn und oben gerückt, während das Subintestinalganglion viel weiter hinten liegt. Das Abdominalganglion ist in mehrere zerlegt. Im Einzelnen so:

Die Cerebralganglien stossen bloss in der unteren Hälfte zusammen. Ihre Nerven sind die folgenden, von innen nach aussen:

Der mächtige Nerv der Buccalmusculatur, mit ihm entspringend der Rüsselhautnerv; der Rüsselmuskelnerv, Fühler- und Augennerv fest aneinander gelagert. Unter diesen das Buccalconnective zu den gut umschriebenen Buccalganglien. Die Hörnerven in die Cerebropedalcommissur eingeschlossen.

*) Zu Moore's Arbeiten (S. 324) ist inzwischen nachzutragen: On the divergent forms at present incorporated in the family Melaniidae. Proc. malac. soc. London. III. 1899. p. 230—234.

**) Auf viele unerquickliche Streitigkeiten Haller's lasse ich mich nicht ein, bemerke aber, dass nach seiner Darstellung vermuthlich eine ganze Anzahl von Angaben Bouvier's, die Nervenverzweigung betreffend, einer Correctur bedürfen würden, und zwar wohl auch da, wo Haller nicht direct untersucht hat, nach Analogieschlüssen. Umgekehrt wären Haller's Angaben, namentlich betreffs Peritonealnerven abzuändern.

Digitized by Google

Die Pleuralganglien sind den Cerebralganglien dicht angelagert, doch so, dass die Grenze noch erkennbar ist. Das linke wird durch eine seichte frontocerebrale Grube in eine vordere und eine hintere Hälfte geschieden. Vom unteren Rande seiner vorderen Hälfte treten das Pleuropedal- und das Cerebropedalconnectiv ab, letzteres natürlich nur scheinbar, von der hinteren Hälfte die Visceral-, bez. Subintestinalcommissur. Ebenso ist rechts das Cerebropedalconnectiv in das Pleuralganglion eingelagert und von ihm umwachsen.

Die Pedalganglien sind Markstränge, bei denen die Concentration der Ganglienzellen gegenüber den Rhipidoglossen nach Haller ein wenig vorgeschritten ist. Sie sind kürzer als bei *Haliotis*, nicht leierförmig auseinanderweichend; der linke liegt öfters etwas tiefer in der Fussmusculatur als der rechte. Vorn gehen sie in zwei gangliöse Ausladungen aus, die wiederum in die Connective übergehen. Eine Lateralfurche ist vorhanden. Die Anzahl der Quercommissuren, ausser der vorderen Querfaserung, kann auf 28 steigen. Vor der vorderen Querfaserung sollen nach Haller zwei Nerven abgehen zum Subradularorgan. Ausserdem entspringen obere und untere Fussnerven, erstere namentlich von sehr wechselnder Stärke. Zwischen ihren Verzweigungen, wie zwischen den Commissuren giebt es Anastomosen. Ebenso können verschiedentlich in allen diesen Nerven kleine Ganglien eingelagert sein.

Dass kleine Cypraeiden, *Pedicularia*, statt der Markstränge concentrirte Pedalganglien haben, nach Bouvier's Entdeckung, wurde bereits erwähnt.

Zwischen linkem Cerebral- und Pleuralganglion treten gemeinsam ein stärkerer oberer und schwächerer unterer Nackennerv ab.

Von der hinteren Hälfte des linken Pleuralganglions entspringen der linke untere Mantelnerv und der Siphonalnerv. Ein kurzer, dicker, wohl gangliöser Strang verbindet das linke Pleuralganglion mit dem Supraintestinalganglion; doch kann die Verbindung nach Haller auch fehlen. Haller giebt für den letzteren Fall eine andere lange Commissur an, welche aus der inneren Fläche zwischen rechtem Pleuralganglion und Supraintestinalganglion entspringt und sich über dem Darme zum linken Pleuralganglion begiebt. Beide Commissuren sollen sich also vertreten. Haller meint, dass es sich hier nicht um eine linksseitige Zygoneurie, d. h. um eine verkürzte peripherische Anastomose zwischen dem Mantelnerven und einem aus dem Supraintestinalganglion kommenden ersten Kiemennerven handelt, auf welche Bouvier Gewicht legt (s. u.). Vielmehr läuft sie auf den rechtsseitigen Spindelmuskelnerven hinaus, „der sich im einfachsten Falle bei manchen Exemplaren dem linken Pleuralganglion bloss eine kurze Strecke anlagert, um alsbald nach kurzem Anlagern an die Subintestinalcommissur selbständig abzutreten, bei anderen Exemplaren aber aus unbekannten Gründen verkürzt und von Ganglienzellen umlagert wird". Bouvier hat, wohl combinirend, beide Commissuren in dieselbe Figur eingezeichnet.

Digitized by Google

Das rechte Pleuralganglion ist konisch und meist ohne sichtbare Commissuren, zwischen das rechte Cerebral- und das Supraintestinalganglion eingeschaltet. Zwischen rechtem Pleural- und Supraintestinalganglion tritt ein Nerv ab, der sich sogleich in zwei Aeste theilt, den rechten oberen und rechten unteren Mantelnerven. Dann kommt die als rechter Columellarnerv gedeutete Commissur (s. o.), und auf der Aussenseite zwei Penisnerven, dazu vor diesen ein Nerv zur rechten Leibeswand, der mit einem Nerven des Subintestinalganglions in Verbindung tritt.

Aus dem Supraintestinalganglion kommen drei Kiemennerven und ein feiner Nerv zum Vorderdarm, bez. zu dessen drüsiger Erweiterung. Von der Visceralcommissur selbst tritt kein Kiemennerv ab (contra Bouvier). Der erste Branchialnerv ist der stärkste; er theilt sich bald in zwei Aeste; der vorderste schwächste ist der Siphonalnerv (vielleicht mit dem Siphonalnerv aus dem linken Pleuralganglion sich verbindend); der zweite Ast versorgt das Osphradium; der dritte Ast oder der erste Kiemennerv bildet in der Kiemenspitze ein kleines Kiemenganglion. Aus seiner lateralen Seite gehen drei bis fünf feine Nerven unter Anastomosen an die Kiemenspitze, ein stärkerer, wohl schon vom ersten Nerven vor dem Ganglion abgezweigt, geht nach hinten, verbindet sich mit einem Ast des zweiten Kiemennerven und giebt viele feine Aeste an die Kieme; ein anderer Ast des ersten Kiemennerven versorgt endlich den Vorhof.

Das Subintestinalganglion, bald dreieckig, bald spindelförmig, ist durch eine lange Commissur mit dem linken Pleuralganglion verbunden. Aus ihr geht erst der linke Columellarnerv, dann ein schwächerer Peritonealnerv ab. Vom Ganglion treten nach Bouvier drei Nerven ab, der erste bildet mit einem Mantelnerven vom rechten Pleuralganglion eine Anastomose, wodurch die rechtsseitige Zygoneurie entsteht, der zweite ist ein Mantel-, der dritte ein Parietalnerv. Haller kennt bloss zwei Nerven, der erste geht, durch einen vom rechten Pleuralganglion kommenden Nerven verstärkt, zu Uterus und Samenrinne; die Zygoneurie Bouvier's, gegen die er sich wendet, kommt also, wenn auch modificirt, zu Stande; der zweite ist der rechte Spindelmuskelnerv (Haller nennt ihn den linken, durch die Torsion des Körpers hierher verschoben). Er soll auch Fasern haben, die vom Supraintestinalganglion stammen und die Hypobranchialdrüse innerviren (??). Vielleicht können diese Fasern bei gesondertem Austritt den Parietalnerven Bouvier's darstellen.

In der Visceralcommissur liegen nach Bouvier drei, nach Haller nur zwei Visceral- s. Abdominalganglien. Das kleine rechte ist nach Haller nicht vorhanden, es handelt sich bloss um einen von der Visceralcommissur abgehenden Nerven, der nicht den Mantel, sondern die Vorderdarmerweiterung versorgt. Es bleibt somit bloss das rundliche rechte und das gestreckte, mehr diffuse Abdominalganglion zu beiden Seiten der äusseren Nierenöffnung. Aus dem rechten entspringt der Genital-

Digitized by Google

nerv für die Gonade, ein Rectalnerv und drei feine Nierennerven. Der Genitalnerv hat zwei Wurzeln, von denen die eine, der Visceralcommissur angelagert, sich bis ins Subintestinalganglion verfolgen lässt; die Gonade wird also von zwei Ganglien aus versorgt. Aus dem linken Visceralganglion kommt links der Nerv zur Herzkammer und ausserdem zwei andere Nerven zu Mitteldarm und Leber. Nach Bouvier's Zeichnung würden einige auch unmittelbar von der Commissur abgehen.

β. Brevicommissurate Neotaenioglossen.

Haller will gelegentlich die longicommissuraten als die niederen betrachten, eben weil trotz dem Vorrücken der Pleuralganglien die Concentration im Uebrigen geringer ist, als bei den brevicommissuraten. Indess ist von einer fortlaufenden Reihe auf keinen Fall die Rede, sondern von vielfacher Verzweigung; und die longicommissuraten, Doliiden, Strombiden etc. machen als Siphonostome in mehr als einer Beziehung den Eindruck besonders hoher Entwickelung. Dazu kommt, dass bereits die Cypraeen unter den Architaenioglossen die starke Vorwärtsverschiebung des Supraintestinalganglions zeigen, daher ich nicht anstehe, die brevicommissuraten Neotaenioglossen hier anzuschliessen, trotzdem sie durch die fortschreitende Centralisirung ihres Schlundrings auf die Stenoglossen zusteuern. Ausserdem zeigt sich bald, dass innerhalb derselben nicht gerade viel Einheit und Sicherheit der Anordnung herrscht.

Littoriniden.

Die Arbeiten von Garner, Souleyet, Jhering sind vervollständigt durch Bouvier (1363) an *Littorina littorea*.

Alle Ganglien sind gut concentrirt; die Pedalganglien, durch eine zellenfreie kurze Commissur verbunden, zeigen Reste des früheren Verhaltens noch durch je zwei gangliöse Ausladungen oder secundäre Ganglien, wobei ich allerdings eine zweite Commissur vermissen würde. Das Subintestinalganglion ist ausgebildet, ein Abdominalganglion vorhanden. Die Pleuralganglien nahe an die cerebralen geschoben, etwas asymmetrisch, so dass das rechte Cerebropleuralconnectiv noch kürzer ist als das linke. Supra- und Subintestinalcommissur lang.

Die Nerven der Cerebralganglien sind ganz ähnlich denen von *Paludina*, nur dass es zu keiner Labialcommissur zu kommen scheint. Ein kurzer Labialvorsprung, von dem drei Schnauzennerven entspringen, ist da.

Vom rechten Pedalganglion entspringt der Penisnerv.

Die Zygosen vollziehen sich etwas abnorm. Sie liegen noch weit peripherisch, wenn auch weniger als bei *Paludina*. Links findet der Austausch statt zwischen einem Nerven aus dem Supraintestinal- und einem aus dem linken Pleuralganglion, also gewöhnlich; rechts aber entspringt zwar der Mantelnerv aus dem Subintestinalganglion, der zygosirende dagegen nicht aus dem Pleuralganglion, sondern aus dem

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXII.

Epithelien und Drüsen.

Digitized by Google

Fig.

1. *Buccinum undatum*. Flächenansicht des Epithels in der Nähe der Gehäusespitze. $AgNo_3$.
2. *Nacella vitrea*. Rechte Körperhälfte. *sm* Schalenmuskel. *dr, gdr* Mantelranddrüsen, *a* Mantelrand-Sinnesorgane. *k* Kieme. *ff'* Muskellamelle. *Ff* Drüsenstreifen des Fusses. *d* dessen Drüsen. *w* cavernöses Gewebe. *fdr* Drüsen der Fusssohle.
3. *Nacella vitrea*. Schnitt aus der Haut oberhalb der Drüsenlinie. *α* einzellige, *β* vielzellige, *γ* Glanzdrüse.
4. Schnitt durch die Hypobranchialdrüse von *Purpura lapillus* bis zum äusseren Mantelepithel. *N* Nerv. *g* einzellige Drüsen. *c* Wimperzellen. *ne* Sinneszellen.
5. *a* Becherzelle. *b* Becherzellen im Verhältniss zu den Wimperzellen. *c, d, e* isolirte Wimperzellen aus verschiedenen Hypobranchialdrüsen.
6. Manteldrüse von *Calyptraea sinensis*.
7. Querschnitt durch die Fussdrüse von *Vermetus triqueter*. *a* Ausführgang. *p* Papillen. *c* secundäre Ausführgänge. *g* Drüse. *m* umgebende Muskelfasern.
8. Sagittalschnitt durch die Fussdrüsen von *Cyclostoma elegans*. *l* Blutlacune über der Randdrüse, durch deren Umschlag sie gebildet wird. *m* Retractor der Buccalmasse. *pc* Pedalcommissur. *r* convexer, *r'* concaver Theil der Randdrüse, dazwischen ihr Ausführgang. *s* Durchschnitt durch die aufgewundenen Schläuche der Sohlendrüse, *s'* deren Ausführgang.
9. Schnitt durch die Sohlendrüse von *Cyclostoma elegans*.

9a. Schnitt durch den concaven Theil der Randdrüse von demselben. *a* Bindegewebszellen. *b* Blutsinus (= *l* in Fig. 8). *c* Erweiterung der Canälchen.

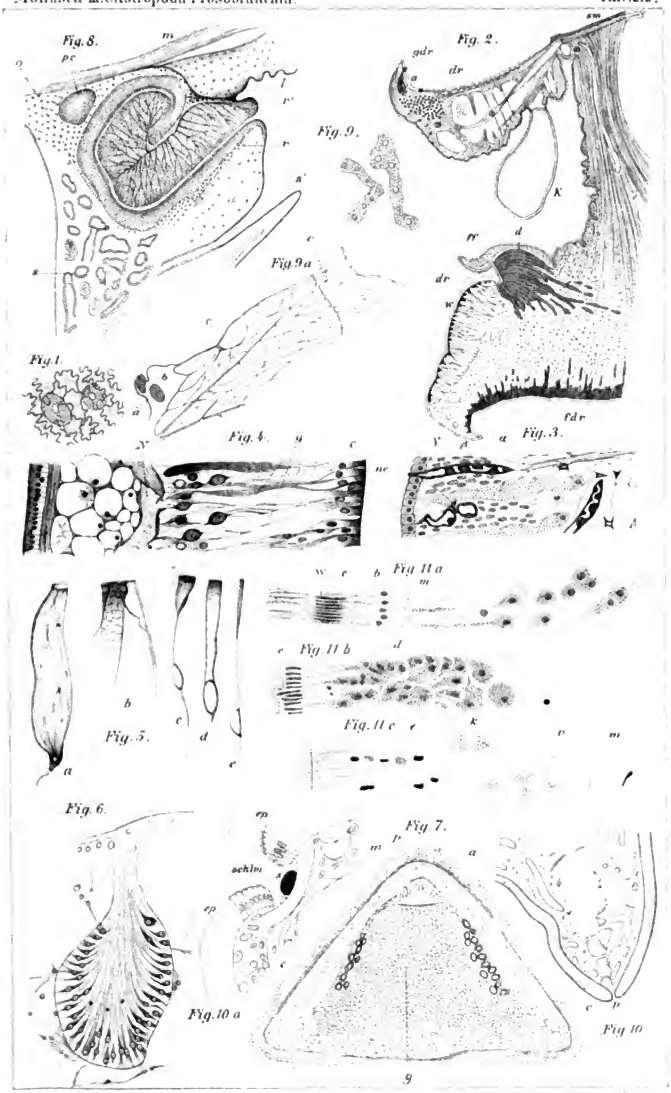
10. Querschnitt durch den oberen Rand des Propodiums von *Natica josephina*. *p* Wasserspalte.

10a. Ebensolcher Schnitt. *ep* Epithel. *p* Wasserspalte. *s* Schleimpfropf. *schlm* Schliessmuskel.

11. Aus Sohlendrüsenschnitten, *a* von *Pisania maculosa*, *b* von *Fasciolaria lignaria*, *c* von *Murex trunculus*. *b* Becherzelle. *e* Epithel des Secretbehälters. *d* Drüsenzellen. *k* Blutkörperchen. *v* Blutsinus zwischen Drüsenzellen und Musculatur. *w* Wimperzellen.

Fig. 1 nach Tullberg. Fig. 2—3 nach Haller. Fig. 4—5 nach Bernard. Fig. 6 nach Thiele. Fig. 7 nach Houssay. Fig. 8 u. 9 nach Garnault. Fig. 10 nach Schiemenz. Fig. 11 nach Carrière.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXIII.

Muskeln. Bindegewebe. Hautsinneswerkzeuge.

Digitized by Google

Fig.

1. Muskelfaser aus der Flosse von *Carinaria mediterranea* im optischen Längsschnitt.
2. Muskelfaser aus der Ringmuskelschicht des Magens von derselben.
3. Muskelfaser aus der äusseren Längsmuskelschicht des Magens von derselben.
4. Querschnitte durch Flossenmuskelfasern von derselben; links ist die Mitte, bezw. der Kern getroffen, rechts die Nähe der Mitte.
5. Quergestreifte Muskelfaser aus der Flosse von *Atlanta Peronii*.
6. Bindegewebe aus der Cutis von *Pterotrachea coronata*. *a* reich verästelte Zelle. *b* Kerne mit einem allmählich in die gallertige Grundsubstanz übergehenden Protoplasmahof. *c* kuglige Zelle mit scharfem Contour. *d* kuglige Zelle mit doppeltem Contour, der durch einen Plasmafortsatz durchbohrt wird.
7. Schnitt durch den Endknopf des Fühlers von *Cyclostoma elegans*.

7a. Aus dem Epithel desselben. *a* Cuticula. *b* Epithelzelle. *c* Sinneszelle.

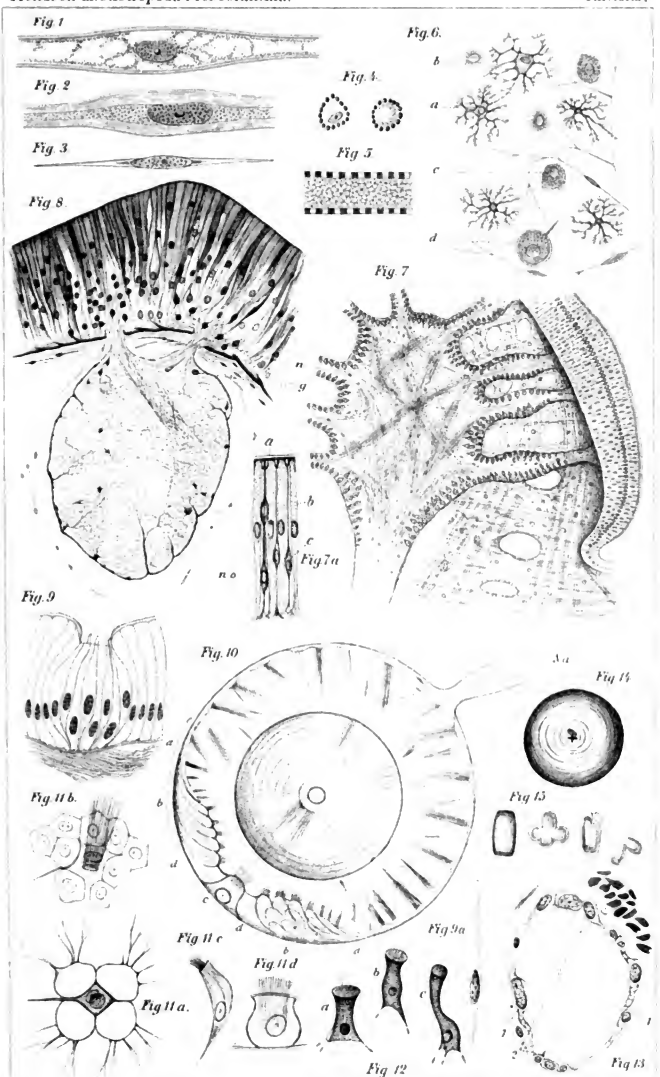
8. Schnitt durch das Osphradium von *Haliotis*. *g* Ganglienzellen, theils im Geruchsnerven n. o., theils zwischen den Epithelzellen. *n* Nervenast.
9. Schnitt durch einen Geschmacksbecher von *Fissurella costaria*.

9a. Sinneszelle aus demselben.

10. Otocyste von *Pterotrachea Friderici*. *Na* nervus acusticus. *c* Centralzelle. *d* Stützplatte. *b* äussere Hörzellenkreise. *a* Uebergangszellen.
11. Elemente aus derselben Otocyste. *a* Centralzelle vom Pol aus betrachtet, mit der Nervenfaser. Darum die vier Stützzellen. *b* Plattenepithel der Wand mit einer Sternzelle, welche auf feinkörnigem Polster ein Wimperbüschel trägt. *c* Isolirte Hörzelle. *d* Centralzelle an einem Stückchen der structurlosen Membran haftend, von der Seite.
12. Hörzellen aus der Otocyste der *Cyclostoma elegans*.
13. Schnitt durch die Otocyste von *Valvata piscinalis*.
14. Otolith von *Pileopsis hungaricus*.
15. Otoconien von *Vivipara*.

Fig. 1—5 nach Wackwitz. Fig. 6 nach Boll. Fig. 7 und 12 nach Garnault. Fig. 8 und 13 nach Bernard. Fig. 9 nach Haller. Fig. 10 und 11 nach Claus. Fig. 14 nach de Lacaze-Duthiers. Fig. 15 nach Leydig.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXIV.

Auge.

Digitized by Google

Fig.

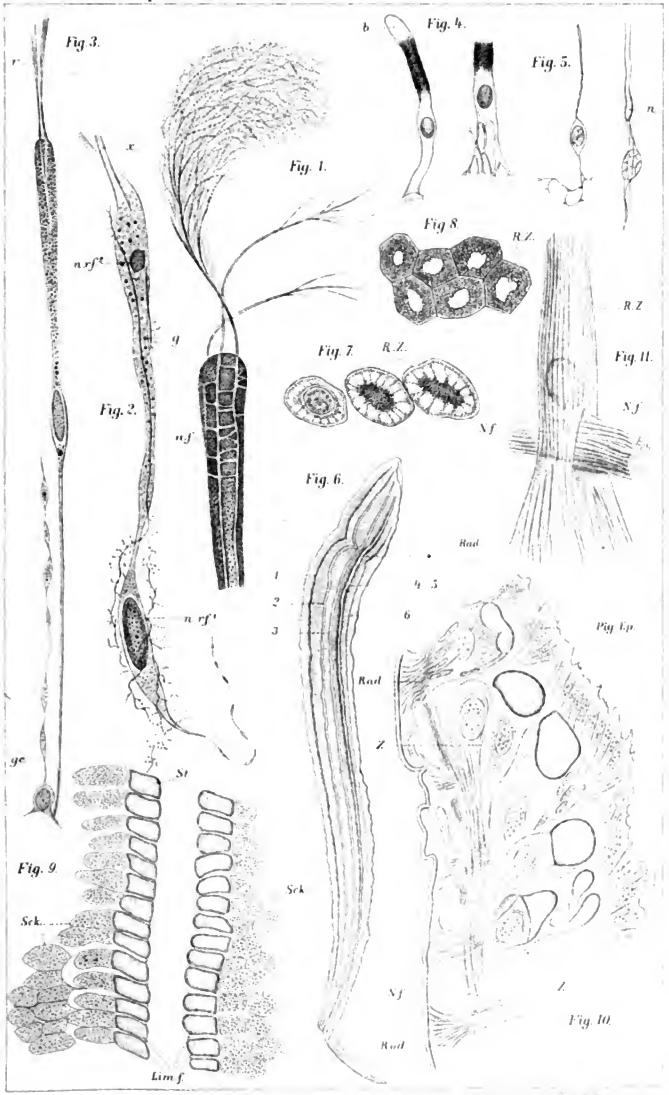
1. Acusseres Ende einer Retinula von *Haliotis*.
2. Retinophora von *Haliotis*, mit zwei Kernen *n.rf*^{1} und *n.rf*^{2}. Das äussere Ende theilt sich in zwei Stäbchen *x*. Der Zellkörper enthält viele stark lichtbrechende Körnchen.
3. Zwei Retinulae von *Haliotis*. Die eine, *gc*, ist theilweise in eine Ganglienzelle umgewandelt, enthält aber noch Pigmentreste. Von der anderen ist das Stäbchen *r* nur fragmentarisch abgebildet.
4. Retinulae von *Valvata piscinalis*. *b* Stäbchen.
5. Retinophorae von derselben. *n* rudimentärer Kern.
   Fig. 6—11 von *Pterotrachea coronata*.
6. Membrana limitans von der retinalen Seite aus. Die Zahlen bedeuten die Stäbchenreihen, welche bei * convergiren.

7 u. 8. Querschnitte durch die Retinazellen, erstere in der Gegend des Kerns, letztere eine Strecke darüber. In der Kerngegend findet sich eine axial gelegene nicht gestreifte Protoplasma-Anhäufung, aber nur ein geringer gestreifter Wandbelag, weiter nach oben ist erstere verschwunden, dafür ist der Wandbelag verstärkt.

9. Aus einem Flächenschnitte der Retina, Querschnitte durch eine Anzahl von Stäbchen der Reihen 4 und 5, sowie der zugehörigen Sockel *Sck* darstellend. Zwischen den Stäbchen sind die feinen Querschnitte von Limitansfasern *Lim.f* zu bemerken.
10. Stück aus einem Längsschnitte durch das Auge, aus der ventralen Costalregion, um die in das Pigmentepithel (*Pig.Ep.*) eingelagerten Zellen (*Z*) von räthselhafter Bedeutung, sowie deren Zusammenhang mit Fasern der Nervenstränge (*n.f.*), endlich die Radiculae des Pigmentepithels (*Rad*) zu zeigen.
11. Retinazelle (*R.Z*) mit ihren Radiculae (*Rad*) im Verhältniss zu den Nervenfasern der Retina (*N.f*) und der Faser, von welcher sie versorgt wird (*N.f*').

Fig. 1—3 nach Patten. Fig. 4 und 5 nach Bernard. Fig. 6—11 nach Grenacher.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXV.

Nervensystem von Docoglossen und Rhipidoglossen.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXV.

Nervensystem von Docoglossen und Rhipidoglossen.

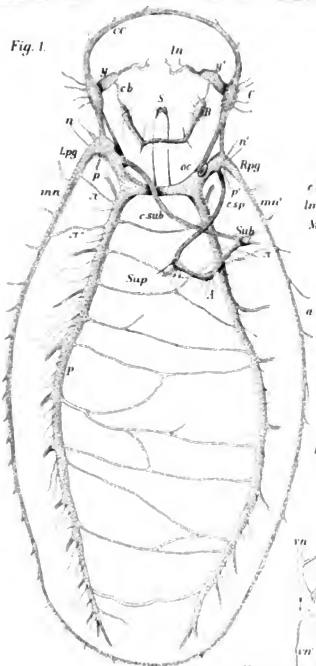
Digitized by Google

Fig.

1. Nervensystem von ***Lottia viridula***. *C* Cerebralganglien. *y* ihre innere Ausladung, welche das Buccalconnectiv *cb* abgiebt. *S* Subradularganglion. *P* Pedalstränge. *Sub* Subintestinalganglion. *Sup* Supraintestinalganglion. *A* Abdominalganglion. *Lpg, Rpg* linkes und rechtes Pleuralganglion. *c.sp, c.sb* Supra- und Subintestinalcommissur. *oc* Otocyste. *mn, mn'* linker und rechter Mantelrandnerv.
2. Vom Mantelrand der ***Patella coerulea***. *rv* Mantelrandvene. *vn* Mantelrandnerv. *g* Ganglion.
3. Pedalnervensystem von ***Fissurella costaria*** in situ. Rechts sind zwei Lateralnerven durch die Leibeswand verfolgt. *M* Mantelrand. *lm* linker, *rm* rechter Schalenmuskel. *p* Leibeswand. *x* Seitentasterreihe. *c.sb* Subintestinalcommissur. *c.sp* Supraintestinalcommissur. *lpn* linker, *rpn* rechter Mantelnerv.
4. Nervensystem von ***Haliotis***, bei auseinandergeschlagenem Mantel, *C, c.sb, c.sp* wie in Fig. 1. *Br* Kiemenganglien (Supra- und Subintestinalganglion?). *Pl* Pleuralganglion. *J* Nierenporus. *O* Genitalporus. *a* Nackennerv. *g* linker oberer äusserer Mantelnerv. *j* linker Pericardialnerv. *k, l* mittlere Pericardialnerven. *n* rechter Pericardialnerv. *q* rechter innerer Mantelnerv. *r* rechter äusserer Mantelnerv.
5. Nervensystem von ***Haliotis*** nach Wegnahme der Schale. Erklärung wie in Fig. 4.
6. Kiemennerven von ***Haliotis***.

Fig. 1—3 nach Haller. Fig. 4—6 nach de Lacaze-Duthiers.

Digitized by Google



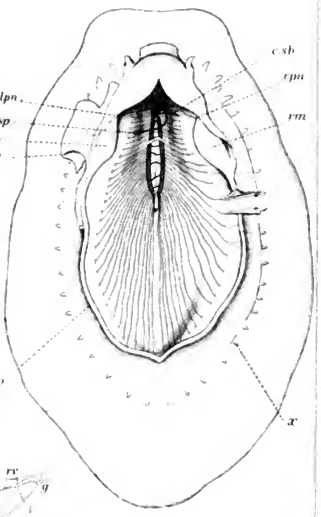


Fig. 2.

Fig. 4

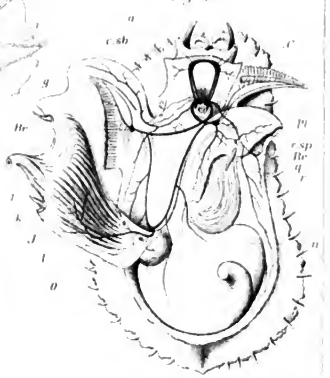


Fig. 5.

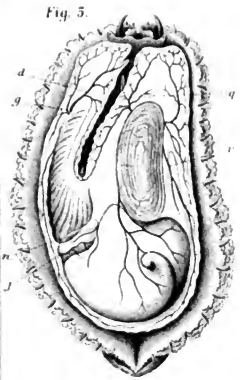


Fig. 6.

Digitized by Google

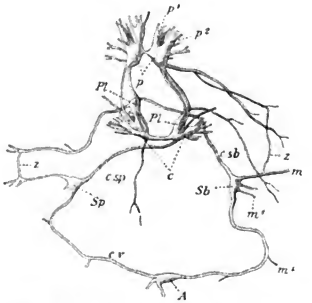
Pleuropedalconnectiv nahe am Pedalganglion, er verzweigt sich am Nacken und im Mantel.

Vom linken Pleuralganglion entspringen ausser dem zygosirenden Mantelnerven ein schwacher Parietalnerv und der starke Spindelmuskelnerv, vom rechten hauptsächlich ein Parietalnerv.

Vom Supraintestinalganglion kommt besonders der starke erste Kiemennerv, für das Osphradium und die Kieme, und die Zygose; dazu ein zweiter Branchialnerv, während ein dritter und vierter weiterhin der Visceralcommissur entspringen.

Das Subintestinalganglion liefert den grossen rechten Mantelnerven, für die rechte Mantelhälfte, Zygose und Rectogenitalmasse. Zwei andere Mantelnerven dahinter von der Visceralcommissur. (Nach Haller's Befunden dürften hier Zweifel an der Deutung, bez. Endausbreitung erlaubt sein.) Visceralnerven gewöhnlich.

Fig. 88.



Nervensystem von *Littorina littorea*. Buchstaben wie vorher. Dazu *c.sb* Sub-, *c.sp* Supraintestinalcommissur. *P* Pedalganglien. Nach Bouvier.

Hydrobiiden. Planaxiden.

Eine Anzahl von Formen scheinen hier zusammenzugehören, die *Hydrobien*, *Rissoiden*, *Bythinia* und *Bythinella*, *Truncatella*, *Geomelania*, *Acme* s. *Acicula* (1363). *Planaxis* scheint nicht fern zu stehen. Haller meint, dass *Bythinia* unter die Paludiniden gehöre, was leicht zurückzuweisen ist. Ueber *Hydrobia* hat Henking einige Aufschlüsse gegeben (1241), aber nur unvollständig nach Schnitten, über *Truncatella* E. Perrier*) und Vayssière, über *Bythinia* ich, *Sarasin* nach Schnitten und am ausführlichsten Bouvier. Derselbe hat über *Planaxis* Aufschluss gegeben. Ihm folge ich besonders.

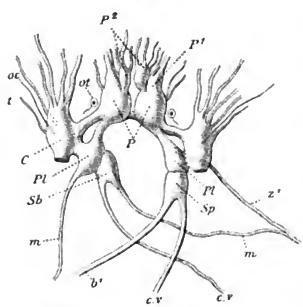
Bei *Bythinia tentaculata* sind die birnförmigen Cerebralganglien durch eine kurze starke Commissur verbunden. Das rechte Pleuralganglion stösst unmittelbar an das Cerebralganglion, links bleibt ein kurzes dickes Cerebropleuralconnectiv. Supra- und Subintestinalganglion grenzen unmittelbar an die Pleuralganglien. Das Abdominalganglion ist einfach. Die rechte Zygose findet statt zwischen dem starken Mantelnerven aus dem Subintestinalganglion und einem Nerven vom rechten Pleuropedal-

*) Ed. Perrier, Les colonies animales et la formation des organismes (Paris 1881, und Traité d'anatomie et de physiologie animales, Paris 1882.) Bouvier fügt die Resultate an *Bythinia* an.

Digitized by Google

connectiv, vor dem Eintritt in den Mantel. Links wurde sie nicht beobachtet; wahrscheinlich betrifft sie den vom Supraintestinalganglion kommenden Kiemengeruchsnerven und den vom linken Pleuralganglion entstammenden Mantelnerven. Die Cerebropedalconnective sind kurz und dick, sie scheinen in der Mitte gangliös verdickt (?). Die grossen Pedalganglien haben je eine Ausladung, die an das Stadium der Markstränge erinnert, und ein accessorisches Ganglion: ebenso bei *Hydrobia*. Aus beiden gehen die Nerven ab. Ich beobachtete eine zweite längere Commissur zwischen den Ausladungen, als weiteren Rest. Bei den Truncatellen sind die accessorischen Pedalganglien gross; die vorderen Ganglien des Schlundringes sind weniger eng zusammengerückt.

Fig. 89.



Nervensystem von *Bythinia*. Buchstaben wie vorher. *b* Kiemennerv. Nach Bouvier.

Planaxis sulcatus nimmt etwa eine Mittelstellung ein zwischen Hydrobiiden und Littoriniden. Die Pleuralganglien berühren die Cerebralganglien, das Subintestinalganglion stösst an das linke Pleuralganglion, wie bei *Hydrobia*, das Supraintestinalganglion ist durch eine lange Commissur getrennt wie bei *Littorina*.

An die Planaxiden will Moore die halolimnische *Tanganyicia* anschliessen, zugleich als Vorläufer einer Melaniengruppe.

Valvatiden.

Die früheren Beschreibungen von Moquin-Tandon, Jhering, der *Valvata* für orthoneur hielt, und mir sind durch Bouvier, Garnault und zuletzt durch Bernard vervollständigt oder corrigirt und zum Abschluss gebracht. Ich folge Bernard (1343, II. S. 293 ff.) und Bouvier (1363).

Valvata schliesst sich im Nervensystem am nächsten an *Bythinia* an, wobei die Cerebralganglien mit den pleuralen und diese wieder mit Supra- und Subintestinalganglion zu einer untrennbaren Masse verschmolzen sind, nur das Subintestinalganglion ist etwas abgeschnürt. Man sieht also bloss die dicken Pleuropedal- und die halb so starken Cerebropedalconnective. Von den Cerebralganglien lässt Bernard nur je zwei Schnauzennerven entspringen. Tentakel- und Augennerv entspringen mit gemeinsamer Wurzel. Die Labialcommissur fehlt. Die Pedalganglien sind gross und oval, durch eine kurze, aber breite Commissur verbunden; ich fügte eine feine hintere dazu, welche von den Franzosen nachher indess nicht erwähnt wird, ein vorderer Fussnerv hat

Digitized by Google

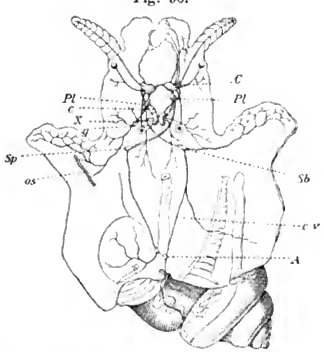
ein kleines secundäres Ganglion. Vom rechten Pleuralganglion (bei der Verschmelzung allerdings schlecht zu bestimmen) entspringt der linke Mantelnerv, der nach der Zygose mit einem aus dem verlängerten Subintestinalganglion kommenden Nerven sich in zwei Zweige spaltet, der eine versorgt den Penis in ganzer Länge und ist hier durchweg gangliös, der andere versorgt den rechten Mantelrand, wobei er am Grunde des fühlerartigen Anhangs ein wenig gangliös anschwillt. Der starke linke Mantelnerv entspringt vom Supraintestinalganglion, bildet die Zygose mit dem vom linken Pleuralganglion kommenden Mantelnerven und gabelt sich dann; der eine Zweig bildet ein Ganglion, das Bernard für das Homologon des Osphradiums hält, von welchem zwei Aeste zum Mantel gehen, der andere Zweig ist der Kiemennerv. Die Visceralcommissur ist schwer zu verfolgen, besonders vom Supraintestinalganglion aus, wo sie, sehr dünn, sich zunächst nach links und etwas nach vorn wendet, um dann scharf nach hinten umzubiegen. Das Abdominalganglion ist einfach.

Cyclostomiden.

Für *Cyclostoma elegans* haben wir ältere Arbeiten von Berkeley, Garner, Claparède. Lacaze-Duthiers gab die grundlegende Ausführung; Jhering stellte das Allgemeine nochmals zusammen, ich fügte etwas über die Pedalganglien bei, bis endlich Garnault (1394) zum Schlusse nochmals das Ganze durcharbeitete. Bouvier (1363) zog zum Vergleich eine exotische Form heran, *Cyclostoma* (*Tropidophora*) *bicarinatum* Sow.

Haller will *Cyclostoma*, nach dem Nervensystem, von *Cyclophorus* ableiten, ohne zwingende Gründe. Im Allgemeinen denkt man an Littorinen als Vorläufer, schon der getheilten Sohle halber, wozu in der That die Anordnung der Ganglienverbindungen recht wohl passt.

Fig. 90.



Nervensystem von *Cyclostoma elegans*. Buchstaben wie vorher. Nach de Lacaze-Duthiers, aus Perrier.

Die Ganglien sind sämmtlich gut umschrieben, das Abdominalganglion ist in zwei getheilt, die aber nur durch eine kurze Commissur verbunden sind. Die Pleuralganglien sind den cerebralen genähert, das rechte Cerebropleuralconnectiv ist dicker und stärker als das linke. Supra- und Subintestinalcommissur sind lang und annähernd gleich. Die Zygosen vollziehen sich rechts und links peripherisch, in geringer Entfernung vom Supra- und Subintestinalknoten. Die Pedalganglien sind

Digitized by Google

durch zwei Commissuren verbunden, von denen die hintere dünner und länger ist, also Querfaserung und Commissur im Sinne Haller's. Gelegentlich kann die zweite fehlen.

Die Cerebralganglien haben den Labialvorsprung, von dem die vier Schnauzennerven entspringen. Der Vorsprung scheint, da keine Labialcommissur zu Stande kommt, mehr nach aussen gewandt. Ebenda geht das Buccalconnectiv ab, als ein Ast des vierten Schnauzennerven. Der Tentakelnerv (dessen Ganglien s. o. S. 302), der Opticus und Acusticus entspringen von der inneren Hälfte des Cerebralganglions, welche von Lacaze-Duthiers als Lappen der speciellen Sensibilität bezeichnet wird.

Das Cerebropedalconnectiv giebt nur ausnahmsweise einen Nerven ab.

Auch die hintere Pedalcommissur entsendet bisweilen zwei feine Nerven zur Sohlenfurche. Die von den Pedalganglien ausstrahlenden Nerven lassen feine Ganglien und Anastomosen erkennen.

Das Pleuropedalconnectiv giebt jederseits einen schwachen Nerven ab. Bei seinem Eintritt ins Pedalganglion aber entspringt jederseits ein stärkerer Nerv, den man aus dem Pleuralganglion erwarten würde; links hat er eine einfache Wurzel und geht, nach der Zygose mit dem Osphradialnerven, zum Mantelrand. Rechts hat er beim Weibchen ebenfalls eine einfache Wurzel, und verliert sich, nach der Zygose mit den rechten Mantelnerven, in der Haut; er ist links schwächer als rechts. Beim Männchen ist dieser Nerv der Penisnerv, er entspringt mit zwei Wurzeln, eine stammt vom Connectiv, die andere vom Pedalganglion. Er bildet eine starke Anastomose mit den Mantelnerven und eine zweite mit einem Nervenfaden vom Subintestinalganglion, mit dem er zum Penis zieht. In ihm bilden beide, namentlich auf der linken Seite, ein Netzwerk mit langen Maschen und eingelagerten Ganglienknötchen.

Das linke Pleuralganglion ist in seinen Umrissen viel schwankender als das rechte. Vom Cerebropleuralconnectiv entspringt jederseits ein Nerv, der eine Strecke weit mit dem Opticus zieht, der linke hat zwei Wurzeln. Ausserdem entspringt noch aus dem linken Connectiv ein feiner Nerv, der sich im Gewebe verliert; der rechte Partner kommt aus dem Pleuralganglion. Vom Supraintestinalganglion tritt der Osphradialnerv ab, der nach der Zygose das Osphradium versorgt und weiterhin im Mantelrande ein Maschenwerk mit eingelagerten kleinsten Ganglien.

Vom Subintestinalganglion entspringt der erwähnte feine Nerv, der sich den Penisnerven addirt, und der beim Weibchen nicht regelmässig links einen feinen Muskelnerven zum Partner hat, ferner der rechte Mantelnerv; nach der Zygose verzweigt er sich im Mantel, wo seine Aeste Anastomosen bilden, die sich ebenso continuirlich mit denen des linken Mantelnerven verbinden. Von der Visceralcommissur entspringen nicht regelmässig ein Paar feine Nerven.

Die Commissur zwischen den beiden Visceralganglien enthält immer

Digitized by Google

Ganglienzellen, die bisweilen sich zu einem kleinen mittleren Abdominalganglion häufen. Man kann die Kette der zwei oder drei auch wohl als ein in die Breite gezogenes, noch nicht weiter scharf differenzirtes einfaches Abdominalganglion bezeichnen.

Die Abdominal- und Buccalnerven bieten nichts Besonderes.

Ampullariiden (XXVI, 4).

Die absonderlichen Thiere sind früher von Troschel (1485), nach älterer Weise, dann von v. Jhering bearbeitet worden, der sie missverständlich für orthoneur erklärt. Die genaue neuere Durcharbeitung verdanken wir Bouvier (1363).

Alle Ganglien sind gut umschrieben.

Die flachen Cerebralganglien werden durch eine lange starke Cerebralcommissur verbunden. Ein kleiner Labialvorsprung liefert eine Labialcommissur. Von der Vorderfläche, einschliesslich des Vorsprungs, entspringt je ein halbes Dutzend Lippen- und Schnauzennerven, die etwas variiren und verschiedene Anastomosen bilden, meist in der Nähe der Wurzeln. Der dritte Nerv ist der stärkste und dringt in den Lippenfühler ein, den er bis zur Spitze durchzieht und reichlich mit Fasern versorgt. Aussen und zwischen diesen finden sich noch feine Fasern von gleicher Richtung. Der Tentakel- und Augennerv entspringen von der Hinterhälfte, ersterer unverzweigt bis in das Tentakel, letzterer den kleinen Augenstiel mit seitlichen Aesten versorgend, bevor er zum Auge tritt.

Die Buccalganglien sind eiförmig und durch eine lange hufeisenförmige Buccalcommissur verbunden. Von dieser Commissur entspringen zwei Nerven für die hintere Buccalmusculatur und wohl für die Radulascheide. Die übrige Buccalmusculatur erhält ihre zahlreichen Nerven theils von den Buccalconnectiven, theils von den Ganglien, die ausserdem die Speicheldrüsen und den Oesophagus versorgen.

Die Pedalganglien, durch eine starke Commissur verbunden, sind unmittelbar mit den Pleuralganglien verwachsen. Das rechte Pleuralganglion enthält zugleich, ohne Grenze, das Subintestinalganglion. So geht rechts wie links von den Pleuralganglien, bez. rechts vom Pleural-Subintestinalganglion, die starke Visceralcommissur ab, die hinten in das zweilappige Abdominalganglion ausläuft. So erscheint in der That das viscerale Nervensystem symmetrisch und orthoneur, also ähnlich wie bei *Chiton*. In Wahrheit ist es anders, nämlich zygoneur. Die Subintestinalcommissur geht vom linken Pleuralganglion zum Subintestinalganglion, sie erscheint bei der innigen Verschmelzung der Ganglien als eine zweite Pedalcommissur. Der linken Visceralcommissur ist das Supraintestinalganglion eingelagert, welches vom rechten Pleuralganglion kommt. Rechts und links herrscht also hochgradige Zygoneurie, vorn sind die Zygosen stärker geworden als die Anfänge der Visceralcommissur, ja die Anastomose hat rechts sich so verkürzt, dass das Sub-

Digitized by Google

intestinalganglion mit dem pleuralen verschmolzen ist. Ein secundäres schwaches Ganglion ist der Visceralcommissur halbwegs zwischen dem Supraintestinal- und dem Abdominalganglion eingelagert; es wechselt sehr bis zum Verschwinden.

Aus dem verschmolzenen Pleuralsubintestinalganglion entspringen wenigstens acht Parietalnerven, zwei Columellares, dazwischen als stärkster der rechte Mantelnerv, welcher mit dem rechten Mantelrand die Penisscheide, den Penis, die epipodiale Mantelerweiterung, die Analgegend und die Geschlechtsendwege versorgt, wahrscheinlich auch einen Zweig an die Kieme abgiebt.

Vom linken Pleuralganglion kommen die entsprechenden Parietal- und Columellarnerven, erstere noch zahlreicher als rechts, weil sie hier die epipodiale Mantelerweiterung, welche den Sipho bildet, zu versorgen haben. Den grossen linken Mantelnerven lässt Bouvier ebenfalls im linken Pleuralganglion entstehen, aber er fasst ihn als Nerven der linken Zygose auf, der, nachdem er bereits eine Anzahl Zweige abgegeben hat, zum Supraintestinalganglion und, von diesem verstärkt, wieder heraustritt als Osphradialnerv; er giebt Zweige an den linken Mantelrand, ans Osphradium, von hier weiter zur Kiemenspitze bis zum Lungeneingang. Aus dem Supraintestinalganglion kommen weitere Nerven, besonders zur Kieme, einer giebt einen Ast ins Osphradium und weiter an die Lunge, sie anastomosiren mehrfach, dazu noch feinere Fädchen gleicher Richtung. Die Anzahl und Verschmelzung dieser Nerven schwankt nach den Arten; dasselbe gilt für weitere Branchialnerven, die zwischen Subintestinal- und Abdominalganglion von der Visceralcommissur entspringen, der erste von der wechselnden secundären Anschwellung (s. o.); sie alle gehen besonders zur Kieme und Lunge; sie sind von besonderer Länge wegen der durch die Lunge erfolgten Verdrängung der Kieme nach rechts.

Aehnliche, doch schwächere Nerven entspringen von der dünneren subintestinalen Visceralcommissur. Zudem giebt die ganze Commissur, zum Theil schon der supraintestinale Theil noch feine Nerven zur Rückendecke.

Das Abdominalganglion besteht aus zwei mit einander verschmolzenen spindelförmigen Hälften, von denen die linke die stärkere ist.

Bei den scheinbar links gewundenen Gattungen *Meladomus* und *Lanistes* verhält sich das Nervensystem genau so, nur ist die Zygoneurie links noch nicht so weit gekommen; das Supraintestinalganglion hängt noch nicht direct mit dem linken Pleuralganglion zusammen, der linke Mantelnerv entspringt allein vom linken Pleuralganglion und bildet bloss mit dem Osphradialnerven eine Zygose.

Die Ampullarien haben Besonderheiten genug. Als primitiv müssen gelten die Labialcommissur, sowie Form und Länge der Buccalcommissur. Die Vereinigung der Pleuralganglien mit den pedalen würde ebenfalls an Rhipidoglossen erinnern, wenn nicht die Pedalganglien völlig concentrirt wären. Die scheinbare Orthoneurie ist wohl eine spätere Neu-

Digitized by Google

erwerbung, die erst auf Grund einer ausgebildeten Zygoneurie durch weitere Verschmelzung (rechts) entstanden ist. So gehen atavistische Züge mit kaenogenetischen wunderlich durcheinander.

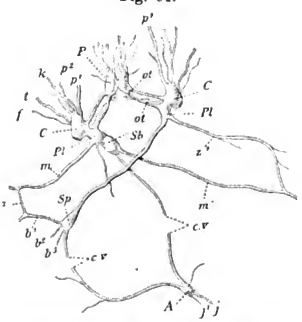
Melaniiden. Cerithiiden. Pyramidelliden. Turritelliden. Vermetiden (XXVI, 5).

Ausser der älteren Arbeit von Berkeley (1339) kommen für diese von Bouvier verschieden gruppirten, von Haller (1410) an einander gereihten Familien nur wenige Untersuchungen in Betracht, in erster Linie die von Lacaze-Duthiers an Vermetus (1423), die indess monographisch isolirt steht, sodann von Jhering an Cerithium und Melanien, von mir an den steirischen Melaniiden und vor allem die durchgeführte von Bouvier (1363), dem wir mithin hauptsächlich zu folgen haben.

Die wenig präcise Umschreibung der Melaniiden als Familie spricht sich auch im Nervensystem aus, wenn auch die Differenzen nicht allzu gross sind.

Bei *Melania costata* Quoy et Gaimard entspringen aus den in dicker Bindegewebshülle steckenden Cerebralganglien, die fast ohne Commissur an einander stossen, je ein starker Lippennerv, der sich sofort theilt, ein Schnauzennerv, das Buccalconnectiv mit einem feinen Schnauzennerven an seiner Wurzel, dazu die drei specifischen Sinnesnerven. Die Pedalganglien sind durch eine kurze Commissur verbunden (ich sah weit hinten, in der Mitte der Sohle, bei *M. Hollandri* eine zweite). Die Pedalganglien sind mit den Pleuralganglien halb verschmolzen, ebenso das Subintestinalganglion mit dem linken Pleuralganglion. Vom Subintestinalganglion entspringen der Columellaris, von der Grenze des Pleuralknotens, ein starker Mantelnerv, der mit einem vom rechten Pleuralganglion kommenden Ganglion weit peripherisch die rechte Zygose bildet, sodann die Visceralcommissur, mit verschiedenen Nerven zum Mantel und der Rectogenitalgegend. Gelegentlich scheint die Zygose bloss durch einen Zweig der pleuralen Mantelnerven zu Stande zu kommen. Jedenfalls ist die Form stark dialyneur.

Fig. 91.



Nervensystem von *Melania costata*. Nach Bouvier.

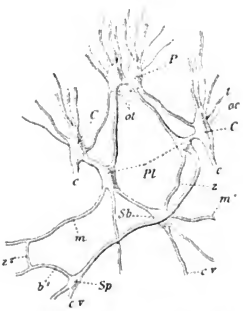
Die linke Zygose wird regelrecht durch einen solchen Ast gebildet. Von der linken Visceralcommissur entspringen wieder verschiedene Kiemennerven für das Osphradium und die Kieme, wo sie anastomosiren. Das Abdominalganglion ähnlich wie bei *Ampullaria*. Dieselben oder noch

Digitized by Google

stärkere dialyneuren Formen finden sich bei *M. tuberculata, amarula, filocarinata, asperata*, so wie bei *Faunus*.

Melanopsis Dufourei, mit langer Cerebralcommissur, ist dagegen (rechts) zygoneur, indem der rechte pleurale Mantelnerv in das Subintestinalganglion direct als Connectiv einlenkt. Ausserdem sind die Pleuralganglien von den cerebralen durch kurze Cerebropleuralconnective getrennt, wobei das linke etwas länger ist. Aehnlich spannt sich zwischen linkem Pleural- und Subintestinalganglion eine Commissur aus. Das übrige ist ebenso.

Fig. 92.



Nervensystem von *Melanopsis Dufourei*. Nach Bouvier.

Die Unterschiede sind, gegenüber der sonstigen Uebereinstimmung in der Gruppe, gross genug, dass man wohl die Gattung als besondere Familie *Melanopsidae* abtrennen könnte, es müsste denn sein, dass künftige Untersuchungen auch hier, wie bei den Cerithiiden, eine Reihe von Uebergangsstufen aufdeckten. Vielleicht haben die Melanopsiden Beziehungen zu den Architaenioglossen (Moore).

Letztere schliessen sich viel enger an die Melanien an, allerdings nur an eine Hälfte, die man mit ihnen einfach als Cerithio-Melaniiden bezeichnen könnte. Wie wenig aber noch ein abschliessendes Urtheil am Platze ist, scheint mir aus den neuesten Publicationen von Moore und den Sarasins hervorzugehen. Diese scheiden vorläufig in Palaeo- und Neomelanien (P. u. F. Sarasin, Die Süsswassermollusken von Celebes. 1898) und in die celebensische Gattung *Tylomelania*. Hauptsächlich auf Grund der Radula ist Moore zu einem ähnlichen Schluss gekommen, so dass er die Palaeomelanien als Littorinomelanien, die Neomelanien als Cerithiomelanien bezeichnen würde. Bis jetzt lässt sich indess auf Grund des Nervensystems nur die letztere anerkennen.

Bei den Cerithiiden, von denen Bouvier acht Genera untersuchte, sind die Pleuralganglien nahe an die cerebralen gerückt, mit kleinen Unterschieden, das Subintestinalganglion schliesst sich stets an das linke Pleuralganglion unmittelbar an, das Supraintestinalganglion bleibt davon getrennt. Wesentlich ist die fortlaufende Reihe der Umbildungen innerhalb der Zygosen, links bleibt sie stets peripherisch, zwischen einem Aste des linken pleuralen Mantelnerven und dem ersten Kiemennerven vom Supraintestinalganglion; rechts ist sie anfangs noch ebenso peripherisch, wiewohl wenigstens der rechte pleurale Mantelnerv mit dem subintestinalen verschmilzt, aber der Ausgang ist die dialyneure Form. Dann tritt Zygoneurie ein, wobei das Connectiv zwischen rechtem

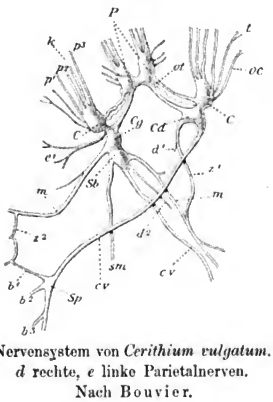
Digitized by Google

Pleural- und Subintestinalganglion sich allmählich mehr und mehr verkürzt, bis schliesslich beide Ganglien in unmittelbare Berührung kommen.

Im Einzelnen folgendermaassen:

Bei *Cerithium vulgatum* stossen die Cerebralganglien in der Mitte fast zusammen. Der Opticus fällt durch seine Stärke auf, er giebt auch hier Zweige an die Musculatur des Augenfortsatzes. Die Buccalconnective verlaufen erst nach vorn, dann zurück, sie geben Nerven an die Bucca ab; bisweilen vereinigen sie sich mit den medialen Lippennerven. Die Buccalganglien sind länglich. Die Pedalganglien sind scharf umschrieben; zwei Hauptnerven gehen direct in die Sohle, feinere nach innen und aussen. Am Vorderrande der Sohle nach Brock ein gangliöses Netz, wie bei *Tyrula, Oliva* u. a. (s. u. *Harpa*). Der linke pleurale Mantelnerv, der den Zygosenast abgiebt, versorgt den Sipho und den Mantelrand, wobei er einen dicken Plexus bildet. Dieser Plexus anastomosirt vorn mit dem Plexus, der aus den verschmolzenen rechten pleuralen und subintestinalen Mantelnerven entsteht. Auch der linke Zygosenast giebt noch einen Nerven. Aus dem Supraintestinalganglion entspringen zwei Kiemennerven, von denen der vordere die Zygose bildet, eine grosse Menge ausserdem von der linken Visceralcommissur; sie alle bilden einen reichen Plexus an Osphradium und Kieme. Ausserdem liefern das linke Pleuralganglion vom Vorderrande, der Zygosennerv vom rechten Pleuralganglion und das Subintestinalganglion je einen Parietalnerven. Der Columellaris kommt hier aus dem Hinterende des Subintestinalganglions, das er indess, vom linken Pleuralganglion stammend, wahrscheinlich nur durchsetzt hat. Vom Abdominalganglion entspringen stets drei Nerven, der stärkste für Leber und Gonade im Gewinde, der zweite für Niere und Herz, der dritte feinste für die Geschlechtswege.

Fig. 93.



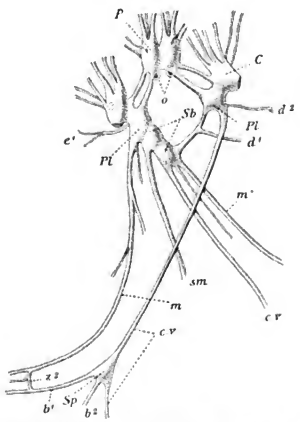
Nervensystem von *Cerithium vulgatum*. *d* rechte, *e* linke Parietalnerven. Nach Bouvier.

Andere Arten haben höchstens die rechte Zygose etwas mehr den Ganglien genähert. Ebenso gehört *Tympanotomus fuscatus* nach dem dialyneuren Nervensystem viel mehr zu den ächten Cerithien als zu *Potamides*. Zu dem marinen *Tympanotomus* will Moore das halolimnische *Bythoceras* vom Tanganyika stellen. Wie *Tympanotomus* verhält sich *Vertagus*, von dem zwei Columellarnerven aus dem Subintestinalganglion zu melden sind; der eine kommt indess noch von der Grenze des linken Pleuralganglions. Bei *Potamides* (*P. ebeninum*) ist die Zygoneurie rechts fast hergestellt, indem die Verbindung beider ganz dicht an das Sub-

Digitized by Google

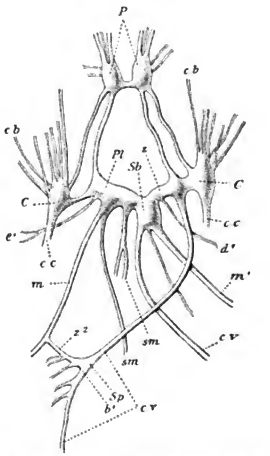
intestinalganglion gerückt ist. Dieses zerfällt durch eine quere Einschnürung in zwei Abschnitte. Es liefert drei Columellarnerven, zwei starke und einen schwachen. Bei *Potamides* wird die Zygoneurie vollständig, der rechte pleurale Mantelnerv wird zum Connectiv, das einen Parietalnerven abgiebt. Das Subintestinalganglion ist wieder in zwei zerfallen, wovon das vordere den Columellarnerven liefert. *Pyrazus* hat vollkommene rechtsseitige Zygoneurie. Vom entsprechenden Connectiv entspringt bald ein Parietalnerv, bald zwei. Das Subintestinalganglion ist einfach. Die Cerebralganglien sind einander bis fast zur Verschmelzung genähert, ebenso die pedalen. Die Cerebropleuralconnective sind relativ schlank, wiewohl noch immer kurz genug. Aehnlich *Telescopium*, jedoch mit kürzeren Cerebropleuralconnectiven, doppeltem

Fig. 94.



Nervensystem von *Telescopium fuscum*.
Nach Bouvier.

Fig. 95.



Nervensystem von *Ceratoptilus laevis*.
Nach Bouvier.

Subintestinalganglion und langer Supraintestinalcommissur. *Ceratoptilus* Bouvier (= *Cerithium laeve* Quoy et Gaimard) zeigt manche stärkeren Besonderheiten. Eine lange Cerebral- und Pedalcommissur fällt zunächst auf. Das rechte Cerebropleuralconnectiv ist auffallend kürzer und dicker als das linke. Das linke Pleuralganglion ist mit dem Subintestinalganglion in eine längliche Masse verschmolzen, die wieder mit dem rechten Pleuralganglion durch ein kurzes, dickes Connectiv zusammenhängt; es giebt einen Parietalnerven ab.

Digitized by Google

Die genaue Schilderung des Nervensystems von *Vermetus* (XXVI, 5) durch Lacaze-Duthiers zeigt fast völlige Uebereinstimmung mit dialyneuren Cerithien; bemerkt mag werden, dass der Ast eines Pedalnerven im Fusstentakel bis an die Spitze zieht, allerdings ohne dass eine gangliöse Anschwellung zu sehen wäre. Das einfache Subintestinalganglion ist mit dem linken Pleuralganglion in Berührung; die Cerebropleuralconnective sind noch deutlich. Die Pedalcommissur ist noch lang.

Bei *Turritella rosea* liegen nach Bouvier fast die gleichen Verhältnisse vor, auch sie ist dialyneur.

Man hat vermuthlich alle diese Formen von marinen Vorfahren abzuleiten, welche dialyneur waren. Innerhalb der verschiedenen Gruppen ist dann verschiedentlich Zygoneurie eingetreten, wobei das Einzelne bisher allerdings nur innerhalb der Cerithiiden verfolgt wurde.

Pyramidellen und Eulimiden können zunächst nur vermuthungsweise hierher gezogen werden.

Naticiden, Capuliden und Hipponychiden (Cyclomyarier), Lamellariiden s. Marseniiden, Calyptraeiden (XXVII, 1—7).

Die Formen der Taenioglossen mit kugeligen oder niedergedrückten Schalen und weiter Mündung (unter Ausschluss der *Cypraea*) zeichnen sich durch stark fortschreitende Concentration und Verkürzung des Schlundringes aus, über welche wir durch Bouvier's (1363) und Haller's (1410) Arbeiten eine leidlich geklärte Uebersicht erhalten haben. Aeltere Untersuchungen von Poli, Delle Chiaje, Garner, Souleyet an Naticiden, von Lacaze-Duthiers an *Capulus*, von R. Owen an *Calyptraea* waren mehr isolirte Darstellungen, die Lamellariiden und Marseniiden hat Bergh (1335, 1336 u. a. a. O.) bis in die neueste Zeit immer wieder vorgenommen, mit Beschränkung auf die Familie, Jhering's auf *Natica* und *Capulus* gegründete Ableitungen sind durch die neuen Arbeiten modificirt. Brock beschrieb das Fussnervensystem von *Natica* genauer (vergl. u. *Harpa*).

Ich gebe zunächst die Anschauungen Haller's über die phylogenetischen Verhältnisse im Allgemeinen, um danach die Reihenfolge der Nervensysteme, soweit bekannt, anzureihen.

Haller nimmt mit Bouvier die Naticiden zum Ausgangspunkte und theilt sie in *Operculata* (eigentliche Naticiden) und *Anoperculata* (*Sigaretus*) ein; an letztere schliesst er unmittelbar die Lamellariiden an, und in weiterer Ableitung die Calyptraeiden in bestimmter Folge der Gattungen, an die Operculaten aber die Capuliden und Hipponychiden; es ergiebt sich folgender Stammbaum:

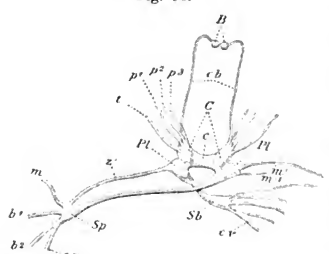
Digitized by Google

Naticidae { *Operculata* < *Capulidae*, *Hipponychidae*
Anoperculata: Sigaretus < *Lamellariidae*, *Calyptraeidae*: *Galerus—Trochita—Crucibulum*)—Calyptraea—Crepidula—*

Naticiden. Das Nervensystem von *Natica* und *Sigaretus* ist im wesentlichen gleich; *Natica*, in zahlreichen Arten untersucht, bekundet eine ursprünglichere Stufe in der etwas grösseren Länge, bez. Sichtbarkeit aller Connective. Dazu ist die Supraintestinalcommissur kürzer, die Subintestinalcommissur länger, wiewohl etwas schwankend. Somit folge ich Haller's genauer Beschreibung von *Sigaretus*, unter Einschaltung von Bouvier's Angaben.

Die Cerebralganglien stossen ohne eigentliche Cerebralcommissur mit einfacher Einschnürung an einander. Sie geben drei Schnauzennerven, einen stark verzweigten Fühlernerven und den Acusticus, der Opticus fehlt mit dem Auge. Die Buccalconnective verlaufen oberflächlich auf dem Pharynx, nur wenig durch Bindegewebe befestigt, immerhin mit der charakteristischen Umbiegung. Die Buccalganglien stossen ohne sichtbare Commissur an einander. Haller meint, dass auch hier die Buccalcommissur bis auf die Pleuralganglien zurückgehe. Die beiden rückläufigen Nerven zum Vorderdarm sind nicht, wie bei den Rhipidoglossen, verschmolzen. Die Pedalganglien sind compact und unmittelbar an einander gelagert. Vorn ist ein kleiner Lappen gesondert, welcher die Nerven nach vorn in den Fuss entsendet, wo sie nach Brock ein grobes Maschenwerk bilden mit eingelagerten Ganglien. Jedes Hauptganglion hat auf der Unterseite eine dütenförmige Erhabenheit. Vorn seitlich treten drei oder vier schwächere, hinten vier oder fünf schwächere und zwei sehr starke Nerven ab, alle in den hinteren Theil des Fusses. Die Pleuralganglien liegen so dicht mit Cerebral- und Pedalganglien zusammen, dass weder ein Cerebropleural-, noch ein Pleuropedalconnectiv hervortritt. Das Subintestinalganglion schliesst sich, meist fast ohne

Fig. 96.



Nervensystem von *Natica monilifera*. Nach Bouvier.

*) Bouvier hat das Nervensystem von *Infundibulum*, also einer Trochide, unter den Calyptraciden beschrieben; es handelt sich wohl um eine Verwechselung mit *Crucibulum*, doch bezeichnet er die untersuchte Species als *Infundibulum tomentosum* Mont. = *Calyptraea tomentosa* = *Calyptraea trochiformis*.

Digitized by Google

Commissur, dem linken Pleuralganglion an. Wo weiter die Visceralcommissur herausgeht, kommt auch ein Columellarnerv. Und an dieser Stelle tritt ein Nerv vom rechten Pleuralganglion an die Visceralcommissur heran, der mit einem aus dieser stammenden Nerven den rechten Mantelnerven bildet. Es kommt also beinahe zur rechtsseitigen Zygoneurie, während Bouvier diese Verbindung nicht fand und die Naticiden mit Betonung als dialyneur den Lamellariiden gegenüberstellt. Die Supraintestinalcommissur allein ist lang; das Supraintestinalganglion verbindet sich mit einem Nerven vom linken Pleuralganglion; es ist also erst recht eine linksseitige Zygoneurie ausgebildet. Statt des einen sind drei, oder wenn man die beiden linken als einen in die Breite gezogenen Knoten betrachtet, zwei Abdominalganglien vorhanden. Die Nerven des Supraintestinalganglions und der Abdominalganglien verhalten sich wie bei *Murex* (s. u.).

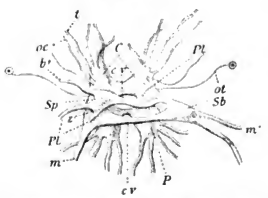
Von den Cyclomyariern, als welche Haller die Capuliden und Hipponychiden ihres hufeisenförmigen Schalenmuskels wegen zusammenfasst, sind nur oberflächliche Untersuchungen bekannt. Bouvier hatte ein Exemplar von *Capulus* (*Pileopsis*) *hungaricus* und einen unbestimmten Hipponyx vor. Beim ersteren sind die ovalen Cerebralganglien durch eine kurze und breite Commissur verbunden. Die Pleuralganglien sind nur durch eine Einschnürung von ihnen abgesetzt. Die eng verbundenen Pedalganglien sind durch je zwei deutliche Connective mit den anderen verbunden, also giebt es noch wohl entwickelte Pleuropedalconnective. Die Pedalganglien innerviren wie bei Hipponyx die mittlere Zunge unter dem Munde, womit bewiesen werden soll, dass sie dem Propodium von *Natica* entspricht. Als Fuss habe ich sie genommen (s. o.). Plate (175) zeigt, dass bei *Crepidula* ein starker Fussnerv die Seitenlappen des Halses versorgt, die mithin zum Fuss gehören. Das Supra- und Subintestinalganglion sind beide durch eine nicht allzu kurze Commissur mit dem entsprechenden Pleuralganglion verbunden, die Supraintestinalcommissur ist nur wenig länger. Zur Zygoneurie kommt's nicht; links anastomosirt der pleurale Mantelnerv, mit dem ersten Kiemennerv erst am Mantel, rechts verschmilzt der pleurale Mantelnerv mit dem subintestinalen kurz nach dem Ursprung des letzteren. Das Visceralganglion scheint einfach zu sein. Im Allgemeinen kann wohl dieses Nervensystem sich leicht auf das von *Natica* beziehen, ohne gerade zwingende Gründe der Ableitung der ersteren von der letzteren; im Gegentheil ist *Natica* in Bezug auf die Zygosen weiter vorgeschritten, ebenso in der Gliederung des abdominalen Centrums.

Die Lamellariiden können sich vielleicht in anderen Merkmalen, z. B. dem reducirten Operculum, mehr an *Sigaretus* anschliessen als an *Natica*, in Bezug auf das Nervensystem scheinen sie mehr zu *Natica* zu passen, wegen der Gedrungenheit und Kürze der Connective. Nach Bergh's Beschreibungen herrscht zwischen den verschiedenen Gattungen die grösste Uebereinstimmung, womit ebenso Bouvier's Darstellung im

Digitized by Google

Einklang ist. Er betont die Schiefheit des Schlundrings, insofern Cerebral- und Pedalganglion rechts einander viel mehr genähert sind als links. Die Cerebralganglien sind durch eine kurze breite Commissur verbunden. Der Opticus ist einfach, ohne Seitenzweige. Die Buccalganglien sind durch eine ziemlich lange Commissur getrennt. Die Pedalganglien, ohne Commissur an einander stossend, sind etwas eingeschnürt, vorn lagert sich ein besonders kleines Ganglion an, entweder unmittelbar, oder durch einen kurzen Nervenstamm getrennt (*Ganglia succenturiata* Bergh). Die Pleuralganglien dicht an den Cerebralganglien, das rechte fast ganz verschmolzen. Supra- und Subintestinalganglien stossen fast unmittelbar an die Pleuralganglien, das Supraintestinalganglion ruht auf dem linken, die Supraintestinalcommissur ist vorn kürzer und dicker als die subintestinale. Beide Ganglien sind mit den Pleuralganglien der anderen Seite durch je ein kurzes dickes Connectiv verbunden, das rechte ist länger und dicker als das linke. Die Zygoneurie ist beiderseits vollkommen. Der Mantelnerv verhält sich beiderseits gleich, der linke versorgt ausserdem das Osphradium. Das Abdominalganglion wurde bisher bloss erschlossen.

Fig. 97.



Nervensystem von *Lamellaria perspicua*. Nach Bouvier.

Hier ist nach Moore einzuschalten die Tanganyika-Form *Spekia*, so dass sie sich den Naticiden-Lamellariiden anschliesst, näher mit letzteren verwandt.

Die Calyptraeiden würden sich nach Bouvier hier aufs engste anschliessen. Das meint auch Haller, widerspricht aber insofern, als die von jenem Autor angegebene linksseitige Zygoneurie nicht statt hat, was Plate bestätigt. Die Zygose liegt vielmehr weit peripherisch. Die Concentration ist überall soweit gegangen, dass das Cerebropedal-, Cerebropleural- und Pleuropedalconnectiv äusserlich verschwunden sind. Nach Plate hat *Crepidula* doch noch ein kurzes Cerebropedalconnectiv. Die Cerebralganglien, von etwas wechselnder Form, sind verschieden eng verbunden; bei *Crucibulum* stossen sie unmittelbar an einander, *Trochita* besitzt eine ganz kurze Cerebralcommissur, *Janacus* und *Crepidula* eine etwas längere. Bei *Crepidula* treten die Nerven (ausser dem Acusticus) aus den Cerebralganglien jederseits in zwei Bündeln ab, und laufen so nach vorn, das äussere ist dicker als das innere. Die Ursache der Zusammenfassung liegt in der Ausbildung des langen Halses, welche den Kopf nach vorn geschoben hat. Aus dem äusseren Bündel geht bald ein Nackennerv ab, welcher ausserdem noch Kopfhautnerven, den Fühlernerv, den Opticus liefert und die Mundgegend versorgt; das innere innervirt die Buccalmusculatur und die Mundhöhle. Die runden Buccalganglien sind durch eine Commissur verbunden. Die Buccalconnective entspringen

Digitized by Google

nach Haller vom vorderen Rande der Pleuralganglien, was bei der Concentration nicht viel beweisen kann. (Eine genaue Beschreibung der Cerebralnerven giebt Plate.)

Die Pedalganglien stossen bei *Crepidula* unmittelbar an einander, bei *Trochita* ist eine kurze Pedalcommissur vorhanden, ebenso bei ersterer nach Plate.

Aus dem rechten Pleuralganglion entspringt der Penisnerv, beim Weibchen ein schwächerer Nerv an die entsprechende Gegend. Aus dem linken Pleuralganglion kommt bloss der starke linke Mantelnerv. Ein Ast von ihm bildet die Zygose mit den Kiemennerven. Der rechte Mantelnerv entspringt aus der Visceralcommissur. Denn das Subintestinalganglion lagert bei kurzer Subintestinalcommissur am rechten Pleuralganglion, mit dem es eng verbunden ist. Es giebt einen kräftigen Columellarnerven ab, der allerdings nach Plate ein Zweig des rechtsseitigen Mantelnerven ist. Die Supraintestinalcommissur ist bei *Crucibulum* noch deutlich und am längsten, bei *Trochita* kürzer, bei *Janacus* und *Crepidula* verschwunden, bei letzterer nach Plate noch sichtbar.

Die Visceralcommissur ist, der Form der Thiere gemäss, kurz. Nach Haller sind bei *Crepidula* zwei, nach Bouvier ist bei *Calyptraea* nur ein Abdominalganglion vorhanden.

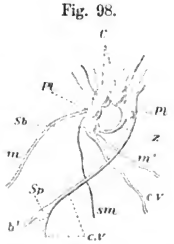
Formen eigenartiger oder unsicherer Stellung.

Ich schliesse hier in lockerem Verbande Formen an, welche Haller in sein System nicht aufgenommen hat: die alten Ptenoglossen, die als solche kaum mehr haltbar sind, und *Struthiolaria*, indem ich, wie gesagt, betone, dass ihr Nervensystem nicht zusammengehört, sondern nur im Allgemeinen sich hier einschalten lässt.

Struthiolariiden.

Ihrer wenig bekannten Organisation, sowie der Schale nach wird *Struthiolaria* durchweg zu den in der Gruppe der Longicommissuraten vereinigten Familien gestellt; und doch macht es ihr Schlundring, den wir durch Bouvier (1363) in seinen Umrissen kennen, unmöglich, sie dort zu lassen. Die Cerebralganglien stossen zusammen, die Pleuralganglien an jene, die Supraintestinalcommissur ist lang, aber die Subintestinalcommissur fehlt so gut wie ganz, das Subintestinalganglion stösst unmittelbar an das linke Pleuralganglion. Dieses ist durch ein Connectiv mit dem rechten verbunden, es herrscht rechtsseitige Zygoneurie. Wie Bouvier meint, kann dieser Schlundring nur an den von manchen Cerithien angeschlossen werden.

Fig. 98.



Nervensystem von *Struthiolaria crenulata*. Nach Bouvier.

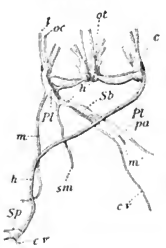
Digitized by Google

Scalariiden und Solariiden (XXVII, 8).

Von den Ptenoglossen, wie sie in neuerer Zeit noch in der Zusammenfassung der Solariiden, Scalariiden und Janthiniden fortgeführt wurden, müssen nach dem Nervensystem die letzten ausgeschaltet werden. Die beiden ersten können wohl vereinigt bleiben, wenn auch weder die ältere Arbeit Jhering's noch die neuere Bouvier's (1359, 1361) volle Entscheidung gebracht haben. Die Gruppe schliesst sich nicht den eben besprochenen, sondern weiter zurückgreifend etwa primitiven Cerithien an.

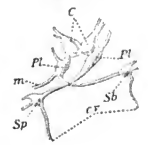
Die Cerebralganglien stossen bei beiden ohne Cerebralcommissur zusammen. Bei *Solarium* zeichnet sich der Tentakelnerv durch Stärke aus. Die kleinen Buccalganglien von *Scalaria* haben eine kurze Commissur zwischen sich. Die Pedalganglien sind bei *Scalaria* durch eine kurze Commissur getrennt, bei *Solarium* liegen sie unmittelbar an einander: ohne Besonderheiten. Die Connective sind gut entwickelt, auch die pleuropedalen. Die Pleuralganglien stossen unmittelbar an die Cerebralen, nur links ist ein kurzes, dickes Cerebropleuralconnectiv noch sichtbar. Die Supraintestinalcommissur ist in beiden Fällen ziemlich lang, wenn auch bei *Scalaria* länger. Das Subintestinalganglion hängt enger mit dem linken Pleuralganglion zusammen, am engsten bei *Scalaria*, doch soll auch bei *Solarium* die Commissur kurz, dick und gangliös sein (in der Zeichnung gleicht sie der supraintestinalen). Das Abdominalganglion liegt weit hinten. So viel Bouvier festgestellt zu haben glaubt, kommt es weder rechts noch links zur Zygoneurie; die Zygosen liegen vermuthlich peripherisch.

Fig. 100.



Nervensystem von *Scalaria communis*. Nach Bouvier.

Fig. 99.



Nervensystem von *Solarium trochleare*. Nach Bouvier.

Janthiniden.

Diese aberrante Gruppe, *Recluzia* und *Janthina*, ist in letzterer Gattung manchfach auf das Nervensystem untersucht worden, von Cuvier, Garner, Jhering, Bouvier (1359, 1363), ohne dass deshalb nähere Anschlüsse festgestellt wären. Thiele (70) rechnet sie zu den longicommissuraten.

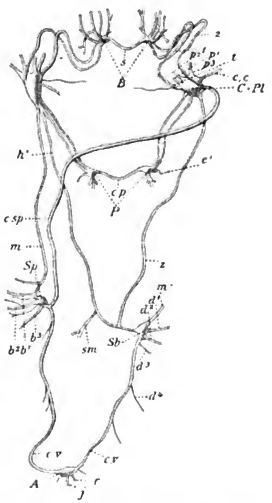
Man kann wohl kurz so charakterisiren, dass bei *Janthina* nur die Cerebral- und Pleuralganglien verschmolzen, sonst aber alle Connective und Commissuren lang sind, dass ferner beiderseits Zygoneurie ausgebildet ist, wenigstens beinahe.

Die lange Cerebralcommissur erinnert an die Diotocardien, während umgekehrt sogleich die Verschmelzung zwischen Cerebral- und Pleuralganglien so innig wird, wie bei wenigen longicommissuraten; und zwar

Digitized by Google

ist rechts die verschmolzene Masse mehr quadratisch, links mehr dreieckig nach hinten ausgezogen, also gewissermaassen auch hier das linke Pleuralganglion weiter abgetrennt. Die Cerebralganglien liegen unmittelbar unter den Tentakeln, so dass der besonders starke Fühlernerv direct herübertritt. Er spaltet sich sogleich, so zwar, dass der Ast für die grosse Fühlergeissel sich weiter und weiter theilt, der für die kleine dagegen ungetheilt erscheint und somit dem Opticus entspricht, doch ist der Fall noch nicht sicher und könnte bloss im Falle der Ungetheiltheit positive Beweiskraft haben. Drei Schnauzen- und Lippennerven von verschiedener Stärke verzweigen sich unter mancherlei Anastomosen so, dass der unterste dem Partner einen Ast zusendet; doch ist die Anastomose in der Mitte, also die Labialcommissur, nicht festgestellt.

Fig. 101.



Nervensystem von *Janthina globosa*. Nach Bouvier.

Die Buccalganglien, durch eine lange Buccalcommissur getrennt, hängen jederseits durch zwei Connective, die vom äusseren und inneren Rande entspringen, mit den Cerebralganglien zusammen, — bis jetzt fast der einzige bekannte Fall. Er betrifft auch nur *J. globosa*, nicht *trochoidea*. Bei ersterer macht es den Eindruck, als ob ein buccaler Cerebralnerv durch eine Anastomose sich mit den Buccalganglien verbände, um dann weiter zu ziehen und sich zu verästeln in der Buccalmusculatur und am Oesophagus. Auch von den anderen Buccalnerven behauptet Bouvier bestimmt unter Schilderung der einzelnen Zweige, dass sie ausser den Speicheldrüsen die verschiedenen Muskeln des Pharynx versorgen.

Die dreieckigen Pedalganglien, durch lange nach unten convergirende Connective mit den Cerebropleuralganglien, durch eine lange Pedalcommissur unter einander verbunden, geben im Wesentlichen drei Nerven ab, zwei für den Fuss, den dritten vom Seitenrande für das Epipodium.

Die Pleuropedalconnective geben jederseits einen Parietalnerven ab, der sich auf der Höhe der Tentakeln verzweigt; vorn anastomosirt er mit dem äusseren Schnauzennerven. Sub- und Supracommissur sind sehr lang. Mit ersterer verbindet sich das Connectiv vom rechten Pleuralganglion kurz vor dem Subintestinalganglion. Bei *J. trochoidea* und *planispira* giebt es vorher einen derben Parietalnerven ab. Links herrscht nur Zygose zwischen dem pleuralen Mantelnerven und dem ersten Kiemennerven vom Supraintestinalganglion, doch liegt die Zygose nahe am

Digitized by Google

Ganglion, fast als linke Zygoneurie. Die Visceralcommissur giebt rechts hinter dem Subintestinalganglion drei starke Nerven zum Mantel und zur Recto-Genital-Gegend. Die Herznerven kommen wohl von der linken Visceralcommissur. Das dreieckige Visceralganglion liefert drei Nerven für die Niere, für Leber und Gewinde.

Tiphobiidae.

Die halolimnischen Genera *Tiphobia* und *Bathanalia* vom Tanganyika mit je einer Species (*T. Horei* und *B. Howesi*) bilden nach Moore eine eigene Familie, welche primitive Züge zeigt und in mehr als einer Hinsicht ihren eigenen Weg gegangen ist. Wenn freilich Moore die Verwandtschaft theils bei Cypraeen, theils bei Solarien und Scalarien, theils bei Strombiden sucht, so muss doch die Unklarheit, welche betreffs deren verwandtschaftlicher Beziehungen herrscht, betont werden.

Die Cerebralganglien von *Tiphobia* stossen in der Mitte ohne Commissur zusammen, sie haben nach vorn zwei übereinander gelegene Ausladungen, die obere liefert die specifischen Sinnesnerven für Fühler und Auge, die untere die übrigen für die Schnauze, sowie die Buccalconnective. Die Pedalganglien sind ebenso in der Mitte vereinigt, zwei besonders starke Nerven, die sie in den Vorderfuss entsenden, sind an der Wurzel noch durch ein Paar zarte Quercommissuren verbunden. Die Pleuralganglien stossen unmittelbar hinten und unten an die cerebralen, so dass von einem Cerebropleuralconnectiv kaum geredet werden kann. Cerebro- und Pleuropedalconnectiv beide ziemlich kurz. Das rechte Pleuralganglion liefert eine ziemlich lange Supraintestinalcommissur zum Supraintestinalganglion; links herrscht zwischen diesem und dem linken Pleuralganglion eine peripherische Zygose. Die Subintestinalcommissur als solche fehlt, vielmehr stösst das Subintestinalganglion unmittelbar ans linke Pleuralganglion, doch so, dass eine Grenze fehlt, vielmehr das Pleuralganglion sich in einen ziemlich langen, von Ganglienzellen umgebenen Markstrang auszieht und verjüngt. Rechts fehlt sowohl Zygoneurie, als auch peripherische Zygose; also eine Reihe absonderlicher Einzelheiten.

γ. Die longicommissuraten Neotaenioglossen.

Die Begründung der Gruppe ist vielleicht weniger scharf nach dem Nervensysteme, als nach anderen Merkmalen. Es sind die siphonostomen Taenioglossen im Sinne P. Fischer's mit Ausschluss der *Involuta* (Cypraeen) und Entomostomen (Cerithien u. a.), d. h. die beiden Tribus der Alaten und Canaliferen. Allerdings ist *Struthiolaria* aus- und *Xenophora* zuzunehmen.

Wenn wir mit Haller die involuten Cypraeen weit weg zu den Architaenioglossen gestellt haben, so ist in Wahrheit der Unterschied nicht so gross, da vermuthlich die Tritoniden mit den Cypraeiden auf dieselbe gemeinsame Specialwurzel zurückgehen.

Digitized by Google

Der wesentliche Charakter ist die Länge der Pleuro- und Cerebropedalconnective, sowie der Supra- und Subintestinalcommissur, andererseits die Kürze der Cerebral- und Pedalcommissur und gewöhnlich auch des Cerebropedalconnectivs; sie geht meist bis zu völliger Reduction. Es liegt nahe, mit Bouvier die Gruppe an die Cerithien anzureihen; man wird wohl beide aus gemeinsamer Wurzel herzuleiten haben.

Tritoniden (XXVII, 9. XXVIII, 1, 2).

Die beste ältere Darstellung eines Prosobranchiennervensystems ist die von Poli und Delle Chiaje an Triton, die Keferstein in den Bronn übernommen hat. Wenn Jhering die Thiere wieder für orthoneur erklären sollte, brauchte Spengel zur Widerlegung bloss auf jene Abbildung zu verweisen. Genaue Bearbeitungen haben wir in neuerer Zeit von Bouvier (1363) und Haller (1410) an verschiedenen Species von *Triton* und *Ranella*, wobei sogar Haller mit seinem Vorgänger fast ganz übereinstimmt.

Ranella (XXVII, 9) scheint etwas ursprünglicher als *Triton* in Bezug auf die Pedalcommissuren; wohl schon der Grösse nach ist letzterer auch im Detail der Verzweigung complicirter. Sonst ist die Uebereinstimmung vollkommen. An *Triton* will Haller noch *Persona* anschliessen.

Die Cerebralganglien stossen unmittelbar aneinander. Nach vorn gehen fünf Schnauzenlippennerven (Bouvier), nur drei für Rüssel, Buccalmasse und Geschmack (Haller). Die Verschiedenheit der Angaben beruht wohl auf der verschiedenen Beurtheilung des vereinigenden Bindegewebes. Seitlich entspringen zunächst mit gemeinsamer Wurzel ein Parietal- oder Kopfhautnerv, der sich bereits vor dem Tentakel verzweigt, und der ungetheilte Opticus. Nach vorn geht noch das Buccalconnectiv, weit vorn umbiegend zu den rundlichen Buccalganglien, die nicht aneinander stossen.

Auch hier giebt das Buccalconnectiv einen Nerven an die Buccalmasse ab; die Buccalganglien versorgen ebenso nach vorn die Buccalmusculatur, nach hinten mit verschiedenen und verschieden langen Nerven Speicheldrüsen und Oesophagus (Bouvier).

Die Pedalganglien, eng aneinander gelagert und senkrecht zur Schale gestellt, bekunden durch langgestreckte Form ihre Alterthümlichkeit. Freilich sind die verlängerten Enden nicht mehr durch Commissuren verbunden, wie bei den Architaenioglossen; wohl aber zerlegt sich die eine Commissur immerhin in drei bei *Ranella*, in zwei bei *Triton*. Aus dem rechten Pedalganglion kommt nach Bouvier der Penisnerv.

Die Pleuralganglien sind mit den Cerebralganglien eng verbunden, doch so, dass links bei *Ranella* noch ein kurzes Cerebropleuralconnectiv bleibt. Bei manchen Tritonen verschwindet auch dieses.

Die Supraintestinalcommissur ist wohl doppelt so lang als die subintestinale. Rechts herrscht directe Zygoneurie, links Zygose. Vom linken Pleuralganglion entspringt der Mantel- oder Siphonalnerv, der

Digitized by Google

mit den Kiemennerven vom Supraintestinalganglion eine starke Schlinge bildet. Dazu kommt aber bei *Triton* nach Bouvier noch eine secundäre Zygose, indem einer von den vielen feineren Parietalnerven aus dem linken Pleuralganglion mit einem aus dem Supraintestinalganglion auf fast directem Wege anastomosirt für Sipho, Mantel, Kieme, Osphradium, ausser vielen kleinen. Ein Kiemennerv entspringt erst aus der Visceralcommissur hinter dem Supraintestinalganglion. Vom linken Pleuralganglion kommen noch zwei Nerven, nach Bouvier ein Parietocolumellar- und ein reiner Columellarnerv, nach Haller ein Spindelmuskelnerv und ein Peritonealnerv. Das rechte Pleuralganglion liefert nur einige Parietalnerven, das Subintestinalganglion den rechten Mantelnerven und noch einen (rechten?) Parietocolumellarnerven. Die Visceralcommissur liefert rechts und links auf dem Wege zu den Abdominalganglien noch zahlreiche Nerven: parietale, feine columellare, Gefässnerven für die Aorta, von links für die Kieme, von rechts für die Rectum-Mantelgegend.

Die beiden Abdominalganglien sind durch eine beträchtliche Commissur über dem Darm verbunden, das grössere rechts innervirt die Niere, den Eingeweidesack in der Spira, die Rectogenitalgegend mit einem feinen Faden, das Pericard, die Commissur versorgt die Herzkammer, Vorkammer und Kiemenvene, das linke das Ende der Kieme und Gefässe, Kiemenvene und Aorta. — —

Es scheint, dass die Columbelliden hier ihren Anschluss finden.

Cassiden und Doliiden (XXVIII, 3).

Zu der alten Arbeit Poli's an *Dolium* kommen neuere von Spengel, Jhering, Bouvier (1363) und Haller (1410), theils an derselben Form, theils an *Cassidaria* s. *Morio* Montf. Letzterer vereinigt damit ohne Weiteres die beiden von anderen Seiten getrennten Familien; und das kommt insofern bald zum Ausdruck, als Bouvier bei *Cassidaria* mehr Aehnlichkeit findet mit *Ranella* als mit *Dolium*, daher die Trennung wohl mehr gerechtfertigt ist. Eine andere Frage betrifft *Scytotypus* s. *Pyrula*, die von Jhering mit *Velutina* zusammengestellt wurde, also zur Naticoidgruppe. Bouvier schliesst sie an die Doliiden an, doch ist es dann nicht mehr möglich, die Gruppe der Longicommissuraten aufrecht zu erhalten. Wir finden vielmehr einen Uebergang zu den Rhachiglossen, wobei es nur fraglich ist, inwieweit die Pyruliden zu spalten und theils den Taenio-, theils den Stenoglossen zuzurechnen sind.

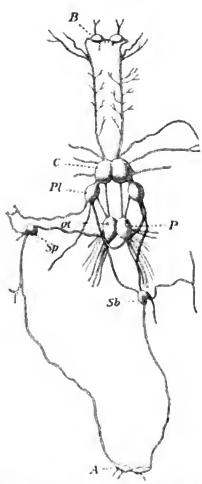
Bei *Cassidaria* liegen nach Haller die länglichen Cerebralganglien dicht an einander, ebenso die Pedalganglien. Kurze Cerebropleuralconnective sind noch erkennbar. Die Pedalconnective sind mässig lang, dagegen die Buccalconnective, Supra- und Subintestinalcommissur wieder recht lang; rechts Zygoneurie, links Zygose, und zwar bald nahe am Supraintestinalganglion, bald weit peripherisch, so dass der erste Kiemennerv nach Abgabe des Geruchsnerven ein Paar kleine Ganglien in der Kiemenspitze bildet, mit deren einem ein Ast des Siphonalnerven

Digitized by Google

anastomosirt. Auch der Geruchsnerv war hier dadurch auffällig, dass er erst zu einem kleinen Ganglion anschwoll, aus dem zwei Zweige ins Osphradium treten.

Bei *Dolium galea* (XXVIII, 3) sind nach Haller die Cerebral- und Pleuralganglien jederseits völlig zu einer Masse verschmolzen; beide stossen in der Mitte zusammen. Aus dem cerebralen Theile treten dorsal Fühler- und Sehnerv ab, vor und ventral von diesen der Rüsselmuskelnerv und der Kopfhautnerv, vorn in Gestalt eines mächtigen Bündels der Nerv der Buccalmasse, welcher mit einem starken Nervenbündel darunter, dem Rüsselhautnerven mit dem Buccalconnectiv, lateral im Rüssel nach vorn zieht. Das letzte Bündel giebt im Verlauf feine Hautnerven ab und verzweigt sich mit einem Nerven für die Lippengegend, zwei für die Mundhöhlenwand und Radulascheide, und giebt ein inneres und ein äusseres Connectiv zum Buccalganglion. (Ich schalte hier ein, dass sowohl die Verschmelzung der Cerebropleuralganglien wie die doppelten Buccalconnective ihr Gegenstück nur bei *Janthina* haben.) Zwischen den starken Stämmen kommen aus den Cerebralganglien noch jederseits zwei feine Nerven für den Darm, von denen die inneren eine Quercommissur haben. Aus den pleuralen Theilen entspringen ausser den Connectiven und der Visceralcommissur rechts zwei Penisnerven, links ein schwacher Nerv für die entsprechende Gegend und der starke Siphonalnerv, der die Zygose bildet. Die Pedalconnective sind sehr lang, rechts noch mehr als links, in Folge der Kropfbildung des Vorderdarms. Die compacten Pedalganglien stossen dicht an einander; wenn auch die hintersten Nerven die stärksten sind, bestehen sie doch nur aus Fasern und sind keine Markstränge. Supra- und Subintestinalcommissur sind sehr lang und gleich; rechts herrscht Zygoneurie, links Zygose, jedoch ziemlich central. Das Supraintestinalganglion giebt zwei Nerven ab, für die Kieme und das Osphradium, das Subintestinalganglion entsendet mehr, einen für Uterus- und Mantelgegend, zwei für den Spindelmuskel. Abdominalganglien sind wieder zwei vorhanden, das starke rechts liefert einen Genital-, einen Nieren- und einen dicken Darmlebernerven; die beiden letzten anastomosiren. Das linke entsendet Darmnerven und feine Aeste zur Herzkammer. Der Vorhof wird vom Supraintestinalganglion versorgt, was Haller als Regel aufstellt (s. u. *Murex*).

Fig. 102.



Nervensystem von *Cassidaria*. Nach Haller.

Digitized by Google

Chenopodiden (XXVIII, 4).

Chenopus s. *Aporrhais**) ist von Poli, Jhering und Haller studirt. Vielleicht liegt es an der Verschiedenheit der Species, dass Differenzen angegeben werden. Bouvier untersuchte *Ch. pes carbonis* Brug., Haller *Ch. pes pelicani* L. Beträchtlich sind sie nicht. Es ist sowohl eine kurze Cerebral- als Pedalcommissur vorhanden. Die Pleuralganglien sind von den cerebralen getrennt und zwar so weit, dass nach Haller das Cerebropleuralconnectiv selbst länger ist als das pleuropedale. Die linken Connective sind etwas kürzer. Sub- und Supraintestinalganglion weit entfernt, besonders das letztere. Rechts Zygoneurie, links peripherische Zygose. Nach Haller's Zeichnung giebt das Subintestinalganglion einen, nach Bouvier's Schilderungen zwei Mantelnerven ab.

Der Schlundring steht dem der Strombiden sehr nahe. Eine feste phylogenetische Stellung lässt sich kaum begründen, da z. B. die Commissuren noch vorhanden, aber doch die pedale einfach ist, die Pedalganglien kurz etc.

Strombiden (XXVIII, 5).

Quoy und Gaimard haben *Pteroceras*, Jhering hat *Strombus*, Haller (1410, IV) *Strombus* und *Rostellaria*, Bergh (1437) *Strombus* und *Terebellum* untersucht, mit fast übereinstimmenden Resultaten, Brock fügte Bemerkungen über *Strombus* und *Pteroceras* bei.

Cerebral- und Pedalganglien liegen ohne Commissuren an einander. Die Pleuralganglien sind mit den cerebralen verwachsen, so dass nur eine Einschnürung bleibt. Da letztere schräg nach unten und vorn gehen, liegen die pleuralen über ihnen, das rechte mehr breit, das linke länglich. Buccalconnective, mit dem Rüsselnerven weithin zusammen, sehr lang. Rechts Zygoneurie, links ebenfalls, wenigstens ist die Zygose beinahe zur directen Verbindung geworden. Die Pedalganglien geben nur wenige, aber starke Stämme ab. Bouvier lässt vom rechten den starken Penisnerven entspringen, Haller leitet dagegen zwei Ruthennerven vom rechten Pleuralganglion ab. Das rechte Pleural-Subintestinalconnectiv giebt zwei rechte Columellarnerven ab. Sonst herrschen kaum Besonderheiten.

Während diese Beschreibung auf *Strombus gigas* passt, betont Brock (1372), dass bei *Str. luhuanus* und *Pteroceras lambis* eine Drehung des Schlundrings um 90° stattgefunden, im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers von rechts unten nach links oben. Somit liegen die Cerebral- und Pleuralganglien links, die Pedalganglien rechts vom Darm, das rechte dorsal über dem linken. Die Stammconnective kreuzen mithin den Vorderdarm, das rechte über, das linke unter demselben; die Supraintestinal-

*) Bouvier ist wohl eine Verwechslung passirt, wenn er *Chenopus pes carbonis* unter die „*Chenopidés*", *Aporrhais pes pelicani* aber unter die Strombiden rechnet, ein Argument mehr für die enge Zusammengehörigkeit der Familien.

Digitized by Google

commissur liegt links von ihm, das Zygoconnectiv unter Kreuzung quer über ihm.

Xenophoridae (XXVIII, 6).

Bouvier (1363) stellt die auffallende Familie in die Nachbarschaft der von Haller als longicommissurate Taenioglossen zusammengefassten Formen, während Haller (1410, IV) selbst, ohne eigene Bearbeitung zuerst an Verwandtschaft mit Naticiden dachte, später aber sich Bouvier's Auffassung anschloss.

Das Nervensystem von *Xenophorus* ist von Bouvier genau geschildert. Bergh macht einige übereinstimmende Angaben, ohne ins Einzelne sich einzulassen. Er hält *Narica* für nahestehend, aber doch wohl für Vertreter einer eigenen Familie; man kann sie wohl zunächst hierher ziehen. Moore fügt die halolimnische Gattung *Chytra*, bisher unter *Limnotrochus*, als lacustren Vertreter dem absonderlichen Typus bei.

Die Cerebralganglien stossen unmittelbar an einander, die Cerebropleuralconnective sind ganz kurz und breit, die übrigen lang. Supra- und Subintestinalganglion liegen weit hinten, also mit langen entsprechenden Commissuren. Das Subintestinalganglion ist mit dem rechten Pleuralganglion durch ein Connectiv verbunden, also herrscht rechts Zygoneurie, während links die Zygose weit peripherisch liegt. Die Pedalganglien sind durch eine kurze Commissur verbunden. Das Abdominalganglion ist einfach, die Buccalcommissur ziemlich lang.

Aus den Cerebralganglien entspringen die vier Schnauzennerven getrennt. Der starke Fühlernerv bildet ein Ganglion im Tentakel. Der Opticus ist unverzweigt.

Die Pedalganglien geben je vier Hauptnerven ab, einen für den Vorderfuss, zwei für die Mitte, einen für den Hinterlappen. Das rechte liefert dazu den starken Penisnerven.

Die Pleuralganglien entsenden je einen Parietalnerven, das linke ausserdem den zygotischen Mantelnerven und den Columellaris. Der rechte Parietalnerv kommt allerdings aus dem Pleurosubintestinalconnectiv gleich hinter dem Pleuralganglion von der Visceralcommissur. Das Subintestinalganglion liefert nur den rechten Mantelnerven. Das Abdominalganglion hat vier Nerven, einen für das Gewinde, einen für Niere (und Pericard), zwei für Rectum und Geschlechtswege.

δ. Heteropoden.

Ueber das Nervensystem der Heteropoden liegt eine umfängliche Literatur vor, ich nenne von Autoren Cuvier, Souleyet, Milne-Edwards, Huxley, Leuckart, Gegenbaur, Keferstein, Macdonald, v. Jhering, Spengel, Warlomont, Pelseneer, von neueren Compilatoren Lang, Pelseneer. S. Perrier schweigt einfach. In der That ist es schwer, mit Sicherheit einen einheitlichen Plan zu erkennen. Es handelt sich auf der einen Seite um hochgradige Ver-

Digitized by Google

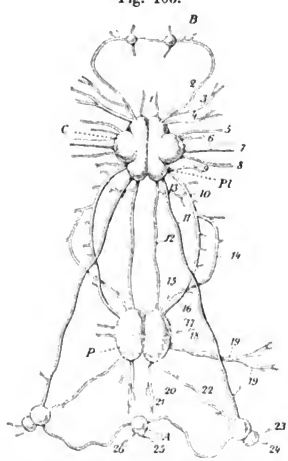
schmelzungen, auf der anderen um secundäre Verbindungen. Pelseneer und Lang weichen so weit wie möglich von einander ab; der erstere fusst auf eigenen Untersuchungen, daher ich mich ihm in erster Linie anschliesse.

Da die moderne Fragestellung den älteren Autoren unbekannt war, möchte ich's vermeiden, die ganze frühere Literatur heranzuziehen.

Die Thatsachen sind die folgenden:

Wesentlich sind zwei zusammenstossende Cerebralganglien, zwei ebensolche, weit davon entfernte Pedalganglien, zwei Buccalganglien, welche durch eine kurze Commissur verbunden sind, und zwei oder drei Ganglien in einer Visceralcommissur, deren Drehung nicht immer leicht nachzuweisen ist. Cerebral- und Pedalganglien sind mehrfach gelappt. Ueber die Connectivverbindungen herrscht aber Verschwommenheit genug, die so weit geht, dass Spengel und Lang die Pleuralganglien in den Pedalganglien suchen, die also Pleuropedalganglien wären, Pelseneer umgekehrt in den Cerebral- oder Cerebropleuralganglien, Jhering endlich getrennt in einem Paar Ganglien, das bei *Carinaria* der Visceralcommissur rechts und links eingelagert ist; ausser diesem Paar würde bei *Carinaria* noch ein Abdominalganglion in der Commissur liegen. Nach Spengel würde die Visceralcommissur nicht drei, sondern nur zwei Knoten enthalten, das Supraintestinalganglion, welches das Osphradium versorgt, und das Abdominalganglion.

Fig. 103.



Nervensystem von *Carinaria mediterranea*. Nach v. Jhering.

Jhering's Auffassung wird gestützt durch die Verbindung der betreffenden Ganglien nicht nur mit den Cerebral-, sondern auch mit den Pedalganglien, jedesmal durch lange Nerven, die er mithin als Cerebropleural- und Pleuropedalconnective auffasst. Will man diese Deutung nicht gelten lassen, so müsste man das Pleuropedalconnectiv im Sinne Jhering's, von ihm Visceralcommissur genannt, als eine nachträgliche Verbindung der Parietalganglien mit den pleuralen oder pedalen Ganglien betrachten, und zwar mit denen derselben Seite, also nicht im Sinne einer Zygoneurie. Solche secundäre Verbindung würde nichts Auffallendes haben, da auch zwischen Cerebral- und Pedalganglien derartige Neuerwerbungen vorkommen. Andererseits macht Spengel darauf aufmerksam, dass bei *Pterotrachea*, wo eben ein halbes Dutzend solcher

Digitized by Google

feiner Stränge nahezu parallel unter und neben dem Darm hinziehen, die einwandfreie Klarlegung ihre besonderen Schwierigkeiten hat, daher hier um so leichter Täuschungen unterlaufen können. Der Haupteinwand Spengel's gegen Jhering's Auffassung der vorderen Visceralganglien als Pleuralganglien stützt sich aber auf die Innervirung des Osphradiums; doch, wie mir scheint, wiederum nicht einwandfrei. Das Osphradium wird bei allen Formen, wo zwei Ganglien in der Visceralcommissur liegen, so weit beobachtet, vom rechten dieser Ganglien innervirt, welcher also das Supraintestinalganglion sein würde. Genau so müsste man die bloss bei *Carinaria* paarig vorkommenden vorderen Visceralganglien als Supra- und Subintestinalganglien nehmen, wenn die Innervirung des Osphradiums vom rechten sicher wäre. Hier aber bleibt wieder eine Lücke in den Beobachtungen.

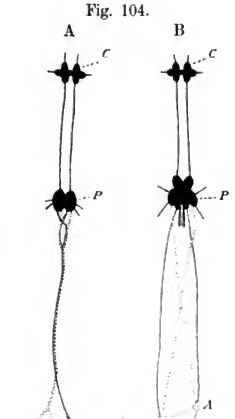
Am einfachsten, wenn auch vorläufig etwas schematisch, löst Pelseneer die Schwierigkeiten.

Wenn derselbe die Pleuralganglien mit den cerebralen vereinigt sein lässt, so hat er für sich das vorn gespaltene Connectiv zwischen Cerebral- und Pedalganglien bei *Oxygurus*, so wie den Nachweis der Streptoneurie in der Visceralcommissur, der bis dahin sich nur künstlich hineininterpretiren liess. Leider giebt er keine Abbildungen und führt die Einzelheiten nicht aus. Seine Darstellung ist die folgende:

Bei *Atlanta* giebt es keine Verbindung zwischen den Pedal- und Visceralganglien, diese Verbindung ist daher vermuthlich eine Neuerwerbung der specialisirten Formen. *Carinaria* hat sie, und zwar rechts wie links, nicht gekreuzt, daher sie nicht als Visceralcommissur gelten kann.

Atlanta und *Carinaria* besitzen Verbindungsstränge zwischen den oberen Schlundganglien und den Visceralganglien, wie sie bereits von vielen Autoren gesehen wurden. Alle aber sollen die Kreuzung derselben übersehen, so schwer man an einen solchen Irrthum glauben kann. Der Strang vom rechten Cerebralganglion verläuft über dem Darm zum linken Visceralganglion, das somit als Supraintestinalganglion zu gelten hat, der vom linken zum rechten oder Subintestinalganglion unter dem Darm. Damit wäre bewiesen, dass in diesen Commissuren der vordere Theil der Visceralcommissur vorliegt.

Fig. 104.



A Nervensystem von *Pterotrachea mutica*, B von *Firoloides Desmaresti*. Nach Spengel.

Bei *Oxygurus* und *Atlanta* sind die Cerebralganglien nur durch ein Connectiv mit den pedalen verbunden. Aber bei *Oxygurus* spaltet sich

Digitized by Google

dieses Connectiv vorn, so dass es also als die Verschmelzung des Cerebropedal- und Pleuropedalconnectivs aufgefasst werden muss. Dazu sollen die Cerebralganglien dieser Genera deutlich in zwei Abschnitte zerfallen, der vordere, cerebrale, giebt Opticus und Acusticus ab, der hintere, pleurale, liefert Hautnerven. Ferner wird gefolgert, dass die doppelte Verbindung zwischen Cerebral- und Pedalganglien bei *Carinaria* das Cerebro- und das Pleuropedalconnectiv sind.

Bei den Firoliden sind von Längsverbindungen zwei vorhanden: ein Paar Cerebropedal- und ein Paar gekreuzte Visceralpedalstränge, letztere bei *Firoloides* zum Theil verschmolzen. Jede Cerebropedalverbindung muss also enthalten das Cerebropedalconnectiv, das Pleuropedalconnectiv und den Anfang der Visceralcommissur, deren Drehung erst hinten, in den Visceropedalsträngen, sich vollzieht, — eine Behauptung, welche des factischen Beweises noch bedarf. —

Im Einzelnen folge ich in der Beschreibung zunächst v. Jhering an *Carinaria*, wo er, auf Milne-Edwards' alter Arbeit fussend, die Nerven von neuem genau verfolgt hat, selbstverständlich unter Anwendung neuer Nomenclatur.

An jedem Cerebralganglion lassen sich drei Lappen unterscheiden, ein vorderer, der die Schnauzennerven liefert, ein mittlerer oberer für die specifischen Sinnesnerven und ein hinterer für die Connective. Vom ersten kommen folgende Nerven:

1) ein feiner Nerv für die dorsalen Theile der Schnauze;

2) 3) zwei Rüsselwandnerven, mit gemeinsamer Wurzel. Der vordere ist die Buccalcommissur, die dicht vor den Buccalganglien zwei Aeste abgiebt;

4) ein Nerv für die Seitentheile der Schnauze, der auch mit den vorigen gemeinsam entspringen kann.

Aus dem Mittellappen entspringen:

5) der Tentakelnerv;

6) ein feiner peritentaculärer Nerv, der oft bei Prosobranchien mit dem Fühlernerven vereinigt ist;

7) der mächtige Opticus;

8) der Acusticus.

Aus dem Hinterlappen gehen hervor:

9) ein feiner Halsnerv nach aussen und unten;

10) ein starker nach hinten laufender Nerv mit zahlreichen Aesten für die Wand des Vorderkörpers. Er geht nach hinten in einen vom Pedalganglion kommenden Nerven (16) über. Ausserdem bildet er eine Anastomose (14) mit einem Ast eines gleichfalls vom Pedalganglion kommenden Nerven (15) und eine weitere (13) mit dem Cerebropedalconnectiv. Die Entscheidung, welcher das Pleuropedalconnectiv sei, ist wohl noch höchst unsicher.

11) Die Verbindung zwischen den Cerebral- und Parietalganglien (nach Pelseneer gekreuzt).

Digitized by Google

12) Das Cerebropedalconnectiv, das die erwähnte Anastomose (13) mit dem Nerv (10) eingeht.

Die Pedalganglien zerfallen gleichfalls in drei Lappen, einen vorderen, hinteren und unteren. Aus den Vorderlappen entspringen verschiedene Nerven für den Vorderkörper, die erwähnten (15) und (16), das Cerebropedalconnectiv;

17) ein Nerv für die Hinterhälfte des Vorderkörpers.

Aus dem Unterlappen kommen:

18) ein oder zwei Nerven für die Körperwand in der Umgebung der Flosse;

19) der Hauptflossennerv, der sich mit dem Partner dicht zusammenlegt, sich nach unten begiebt und in der Flosse vertheilt.

Aus dem Hinterlappen gehen hervor:

20) ein schwächerer Nerv für die Basis des Nucleus;

21) der Nerv für den Hinterkörper oder das Metapodium;

22) eine Verbindung zu den Parietalganglien.

Die beiden Parietalganglien (Sub- und Supraintestinalganglion), symmetrisch gelegen, bestehen aus je zwei Abtheilungen, einer grösseren, welche die verschiedenen Commissuren liefert, und einer kleineren, aus der nach Jhering zwei (23 und 24), nach Milne-Edwards vier Nerven entspringen. Sie verbreiten sich in der Wand des Nucleus, also im Mantel, in Muskeln und Kieme. Spengel nimmt an, dass das rechte das Osphradium versorgt.

Vom Abdominalganglion entspringen endlich zwei Nerven (25 u. 26) für den Rest des Darmes und den Genitalapparat.

Leider bleiben trotz diesen Ausführungen noch eine Menge von Unklarheiten, der genauere Nachweis der Verschmelzungen und Neuerwerbungen, die Innervirung der Copulationswerkzeuge, das Territorium des Supraintestinal- und Abdominalganglions bei den Firoliden. Sie müssen künftiger Aufklärung vorbehalten bleiben.

Warlomont kommt bei *Pterotrachea* kaum über Leuckart's Beschreibung hinaus, ja er erreicht sie in vielen Stücken nicht, da er meist nur von der Seite beobachtet und dargestellt hat. Ein Paar Einzelheiten lassen sich nachtragen, dass der Opticus einen Zweig für die Augenkapsel abgiebt, dass die Pedalganglien die ganze Rückenseite bis zum Nucleus innerviren, dass der Flossennerv im Innern der Flosse sich in zwei Zweige gabelt, von denen der hintere beim Männchen den Saugnapf versorgt. Im Uebrigen bleiben die alten Unklarheiten.

Jedenfalls aber ermöglicht es die von Pelseneer vertretene Auffassung am einfachsten, das Nervensystem der Heteropoden an das der Monotocardien, und zwar der Janthinen oder der longicommissuraten Neotaenioglossen anzugliedern.

Digitized by Google

ε. *Stenoglossa.*

Bei den höchsten Formen der Prosobranchien ist das Nervensystem durchweg stark concentrirt, indem Connective und Commissuren sich verkürzen. Stets herrscht rechtsseitige Zygoneurie. Die Concentration folgt nicht der gewohnten systematischen Reihenfolge, sondern die Concentration, Verkürzung und Verschmelzung erreicht ihren Höhepunkt bei den Rhachiglossen, bei den Toxoglossen geht sie weniger weit.

Rhachiglossen.

Eingehende Arbeiten verdanken wir Haller (1410) besonders für *Murex* und *Concholepas*, weiter für *Fusus, Purpura* und *Monoceros*, Bouvier für *Buccinum* in erster Linie, für sämmtliche andere Familien in zweiter.

Ein gemeinsamer Charakterzug ist die Verkürzung der Buccalconnective, sodass die Buccalganglien die cerebralen fast berühren. Die Ausbildung des Rüssels hat eine weite Trennung der Buccalmasse von den Buccalganglien bewirkt, so dass die letzteren ihren Namen hier mit Unrecht führen. Die Concentration geht unter Umständen so weit, dass die kurzen Cerebropedalconnective von den Pleuralganglien ganz verdeckt und unsichtbar werden. Rechts liegt stets Zygoneurie vor, in verkürzter Verschmelzung, links dagegen nur periphere Zygose, trotzdem das Supraintestinalganglion auf alle Weise dem rechten Pleuralganglion sich nähert. Den Verschmelzungen steht auch eine Complication (durch Arbeitstheilung?) gegenüber, insofern sich in einigen Fällen jedes Pleuralganglion durch Einschnürung mehr oder weniger in zwei zerlegt. Haller bezeichnet dann die abgetrennten hinteren Stücke ihren Nerven nach als Mantelganglien, ein Ausdruck, der allerdings mit der Bezeichnung „Pallialganglien" für „Pleuralganglien" schlechthin in Widerspruch tritt. Das Abdominalganglion ist stets in mehrere zerlegt.

In der Anordnung im Einzelnen folge ich Bouvier, trotzdem sie den thatsächlichen Verhältnissen in Bezug auf Concentration nicht völlig entspricht.

Turbinelliden, Fusiden, Mitriden (XXIX, 1).

Aus Souleyet's Figur von *Pyrula tuba* weiss Bouvier (1363), der *Turbinella polygona* Lam., *Fasciolaria filamentosa* Lam. und *Mitra episcopalis* untersucht hat, nicht viel zu machen. Die genaueste Darstellung gab Haller (1410) von *Fusus syracusanus*, der zum Vergleich noch andere Fususarten und ebenfalls *Pyrula tuba* heranzog.

Die Connective (mit Ausnahme der buccalen), die Supra- und Subintestinalcommissur sind bei *Turbinella* etwas länger als bei den übrigen, ja bei den Rhachiglossen überhaupt. Dann folgt *Pyrula*, endlich *Fusus*, bei ganz geringen Differenzen, Haller hält diesen schon für stark concentrirt. Die Cerebropedalconnective werden bei ihm bereits von den Pleuralganglien überwuchert, deren vorderer Abschnitt mit den Cerebral-

Digitized by Google

ganglien verschmilzt, die ohne Commissur aneinanderstossen. Der vordere Abschnitt des rechten Pleuralganglions ist mächtiger als der linke, während umgekehrt der hintere linke Abschnitt, oder das linke Mantelganglion (im Sinne Haller's) viel stärker ist als das rechte. Beide hängen mit den vorderen nur durch je eine schmale Brücke zusammen. Das Supraintestinalganglion ist mit dem rechten Pleuralganglion fast bis zur Verschmelzung zusammen gerückt. Darunter und dahinter liegt gleich das Subintestinalganglion, dessen Zygoconnectiv an das rechte Mantelganglion anknüpft. Die grossen Pedalganglien stossen dicht aneinander.

Von *Mitra* macht Bouvier nur einige Angaben, die von einer Abtrennung besonderer Mantelganglien nichts melden; das andere scheint mit den vorigen zu stimmen. Die Untersuchung ist besonders erschwert, der Schlundring ist theils in dickem Bindegewebe, theils in den Speicheldrüsen vergraben.

Bucciniden (XXX, 1—5).

Buccinum ist natürlich viel untersucht, von Cuvier, Poli und Delle Chiaje, Quoy und Gaimard, Swann, Garner, Sars, Korén und Danielssen, v. Jhering, Bouvier, welcher letztere auch *Nassa* dazu gefügt hat. Ich lege seine ausführliche Schilderung zu Grunde. *Nassa* macht keine Unterschiede gegen *Buccinum*.

Die Cerebralganglien mit kurzer Cerebralcommissur. Nahe an ihnen liegen die Buccalganglien mit ziemlich langer Buccalcommissur. Die Pedalganglien liegen ohne Pedalcommissur an einander, die Pleuralganglien bloss durch eine Einschnürung von den cerebralen abgesetzt. Die Cerebro- und Pleuropedalconnective zwar kurz, aber deutlich. Die Supraintestinalcommissur ist ebenso kurz wie die subintestinale. Das Subintestinalganglion verschmilzt mit dem rechten Pleuralganglion, so dass nur eine Einschnürung die Grenze abgiebt. Zwei Abdominalganglien sind scharf getrennt.

Die Nerven zeigen mancherlei Eigenheiten, zunächst von den Cerebralganglien:

Der starke Tentakelnerv giebt einen Ast nach vorn an die Kopfhaut, andere an die Fühlerbasis und läuft dann bis an die Fühlerspitze, ohne gangliöse Verdickung. Bisweilen läuft ein Ast im Tentakel um den Hauptnerven spiralig herum, um sich dann zu verzweigen.

Opticus und Acusticus entspringen neben den vorigen. Beide sind unverzweigt. Der Opticus läuft zuerst mit dem Tentakelnerv.

Ein starker Nackennerv kommt jederseits vom Cerebropedalconnectiv, er versorgt Kopf und Nacken hinter den Fühlern.

Die Rüsselnerven endlich bilden jederseits ein starkes Bündel. Wenn Bouvier es nach hinten gerichtet sein lässt, so ist natürlich an einen zurückgezogenen Rüssel zu denken. Die Rüsselscheide erhält jederseits vier Nerven von verschiedener Stärke und Länge, der Rüssel drei, ebenso

Digitized by Google

verschieden. Beide Sorten anastomosiren sowohl unter sich, als auch die Rüsselnerven mit den Buccalnerven, doch handelt sichs im letzteren Falle immer nur um streckenweise Aneinanderlagerung.

Jedes Buccalganglion giebt zweierlei Nerven ab:

Drei Nerven dringen in den Rüssel ein, mit den entsprechenden cerebralen Rüsselnerven; zwei davon verschmelzen, wie erwähnt, mit zwei Rüsselnerven, der dritte bleibt frei. Der eine der beiden ersteren versorgt den Oesophagus bis zum Munde, die beiden anderen die Radulascheide.

Drei andere Nerven divergiren gleich vom Ursprung, einer versorgt die Speicheldrüsen und den anliegenden Oesophagus, ein zweiter verschmilzt mit dem Partner zu einem unpaaren Nerven, bald gleich zu Anfang, und das meistens beim Weibchen, so dass eine zweite Buccalcommissur vorgetäuscht werden kann, bald erst weiterhin nach mehrfachen Anastomosen, er verläuft zwischen Oesophagus und Aorta und versorgt beide, sowie die unpaare Drüse. Ein dritter Nerv war bloss auf der linken Seite zu finden, er versorgt die Aorta und ihre verschiedenen Zweige.

Die sehr grossen ovalen Pedalganglien sind beim Männchen asymmetrisch, das rechte mit dem Penisnerven ist beträchtlich stärker. Vorn wird nur scheinbar ein secundäres Ganglion abgegrenzt, die Einschnürung kommt von den Aesten der Pedalarterie, die auf den Pedalganglien verläuft und sich gerade hier spaltet.

Die Pedalganglien sollen jederseits etwa 50 Nerven abgeben; doch kommen bei der Aufzählung noch nicht 30 heraus. Sie zerfallen in drei Gruppen:

ein starkes Packet vorn theilt sich wieder in zwei Bündel zu 10 und 12 Nerven für die vordere und hintere Sohlenhälfte;

zwei obere (besser vordere) Fussnerven, von denen der kleinere das Gebiet zum Theil mit dem cerebralen Nackennerven gemein hat, der derbere sich unten verzweigt;

drei untere (besser hintere) Fussnerven für die Seitenwände des Fusses.

Dazu zwei Penisnerven, der schwächere für die Muskeln an der Basis der Ruthe; der eigentliche Penisnerv ist der stärkste des Thieres. Er gabelt sich regelmässig von Strecke zu Strecke, worauf die Aeste wieder verschmelzen, weiterhin theilt er sich in drei Aeste, die sich ebenso wieder zusammenfinden. Von kleinen Anschwellungen gehen zahlreiche Fäden aus für Muskeln und Haut, nicht für den Samenleiter. Sie bilden durch Anastomosen ein reiches Netzwerk. Die Penisspitze ist wohl vom ganzen Körper am allerreichsten innervirt.

Das linke Pleuralganglion entsendet

zwei Gruppen von Parietalnerven für die linke Körperseite;

den Columellaris;

Digitized by Google

den Siphonalnerv, der eine oder zwei Zygosen mit dem ersten Kiemennerven bildet, und

einen kleinen Mantelnerven für den hinteren linken Mantelrand.

Das Supraintestinalganglion liefert

einen schwachen linken oberen Parietalnerven;

den starken vorderen Kiemennerven für das Osphradium und vordere Manteltheile, wo ein Maschenwerk mit kleinen Ganglienknötchen gebildet wird; er giebt zugleich einen oder zwei Aeste ab für die Zygose;

den schwächeren zweiten Kiemennerven, hauptsächlich für die Kieme.

Das rechte Pleuralganglion giebt nur einen Parietalnerven im Gegensatz zur linken Gruppe; er entspringt vom Pleuropedalconnectiv und hat unter den linken im grossen vorderen Parietalnerven nach Ursprung und Verbreitung seinen Partner.

Das Subintestinalganglion liefert umgekehrt einen Nervenreichthum, welcher ungefähr dem des linken Pleuralganglions entspricht:

fünf meist schwache Parietalnerven, zugleich mit Aesten oder einem sechsten Nerven für den Columellaris;

zwei starke rechte Mantelnerven (an Stelle von Siphonal- und Kiemennerven); der hintere für die Rectogenitalgegend ist der schwächere. Diese Nerven bilden ein anastomosirendes Maschenwerk im Mantelrand, das mit dem der anderen Seite verfliesst in ein ringförmiges Mantelnetz.

Die Visceralcommissur hat gerade hinten das Haupt- und links davon das Nebenabdominalganglion. Vor diesen Ganglien giebt sie links wie rechts einen oder zwei Nerven ab, links für Körperwand und Kieme, rechts (meist verschmolzen) für das Rectum und den Mantel bis zur Hypobranchialdrüse, sowie für die Genitalwege dieser Gegend.

Das Hauptabdominalganglion, bisweilen ungleich zweilappig, liefert etwa ein halbes Dutzend Nerven:

den Rectogenitalnerven — den Rectalnerven — einen kleinen Lebernerven —, den Nierenherznerven, anfangs sehr stark, aber sogleich reich verzweigt, theils bis in die Herzkammermusculatur und Aorta, theils in die ganze Niere —, den grossen Eingeweidenerven, wohl der längste des Körpers, bis in die Gehäusespitze hinauf, meist dem Genitalwege folgend, reich in diesem, in der Gonade und Leber verzweigt, auch Anastomosen bildend.

Vom kleinen Abdominalganglion entspringt nur ein Nerv, der mit einem anderen von der Commissur zwischen beiden Ganglien durch mehrfache Anastomosen zusammenhängt, wiewohl auch Verbindungen mit den benachbarten Nerven vom Hauptganglion vorkommen. Der zweite Nerv versorgt die Kiemenvene und den Vorhof, der andere ist länger und geht hauptsächlich mit der Aorta, wohl auch den Magen und Theile der Leber versorgend.

Digitized by Google

Muriciden (XXIX, 2).

Die genaue Bearbeitung Haller's (1410) hat bei grosser Uebereinstimmung mit *Buccinum*, doch zu manchen nicht unwesentlichen Differenzen mit Bouvier geführt, welche im Einzelnen Beachtung erheischen.

Die Cerebralganglien liegen dicht an einander. Bei *Murex brandaris, trunculus* und *radix* treten die Nerven von der oberen vorderen Fläche ab; bei *M. lingua bovis* dagegen sind sie plattgedrückt und nach unten und vorn gerichtet, aussen mit einem Ausschnitt bohnenförmig, die Nerven treten seitlich ab. Die Buccalganglien sind durch eine kurze Commissur verbunden. Die Pleuralganglien, eng mit den cerebralen verschmolzen, sind ungleich, indem sich rechts der hintere Abschnitt mehr vorwölbt. Das linke verbindet sich durch eine kurze dicke Commissur mit dem mächtigen linken, das rechte durch eine schmächtige Commissur mit dem kleinen rechten Mantelganglion. Die Cerebropedalcommissur ist im Allgemeinen noch sichtbar, auf der Aussenseite noch nicht von dem Pleuralganglion überwuchert. Das kleine rechte Mantelganglion ist bei *M. lingua bovis* bereits wieder in das rechte Pleuralganglion einbezogen, ebenso links (— ein Vorgang, welchen Haller auch beiderseits für die Bucciniden annimmt —). Die Supraintestinalcommissur ist noch relativ lang bei *M. brandaris*, kürzer bei *M. trunculus*, ganz kurz bei *M. lingua bovis*. Das Subintestinalganglion hängt sowohl mit dem linken als rechten Mantelganglion durch eine kurze Commissur zusammen. Die grossen Pedalganglien zerfallen durch einen seichten Einschnitt in einen vorderen und hinteren Lappen. Haller folgert aus den angeführten Gründen, dass *M. lingua bovis* eine Uebergangsform zu den Bucciniden sei. Drei Abdominalganglien.

Von den Nerven Folgendes, zunächst von denen der Cerebralganglien:

Tentakelnerv und Opticus bilden eine Gruppe mit einem feinen Kopfhautnerven, der auch einen zarten Ast nach vorn zum Rüssel giebt; mit den Rüsselnerven dagegen entspringt ein Nerv zu einem birnförmigen Körper, der neben den Buccalganglien liegt und ihnen ähnelt. Haller nimmt ihn fälschlich für die Otocyste, wahrscheinlich ist er drüsiger Natur; doch bedarf es neuer Untersuchung. Acusticus und Otocyste sind nach Bouvier normal.

Nach vorn die Rüsselnerven. Nach Haller innerviren sie zum Theil die Buccalmuskeln, was nach Bouvier auf einer Verwechselung beruht. Es handelt sich vielmehr um Muskeln, die zwar zur Bewegung des Rüssels und der Bucca dienen, nicht aber um die kleine Buccalmasse selbst. Im Einzelnen sind es ausser dem erwähnten Pseudoacusticus zwei starke und ein schwacher Nerv, die zusammen vorn austreten. Haller nennt sie Buccalmuskel-, Hautrüssel- und Rüsselmuskelnerv.

Der Buccalmuskelnerv versorgt zunächst zwei Muskeln, welche, vom Rüsselgrunde bis zur Buccalmasse reichend, diese fixiren, weiter seitliche

Digitized by Google

und mediane Muskeln, die an die Bucca herantreten, sowie den *Sphincter oris*, also durchweg nicht Muskeln innerhalb der Buccalmasse, sondern nur heraustretende.

Der Hautrüsselnerv bildet durch Anastomosen der Zweige unter einander und mit denen des Partners ein Maschenwerk an der Rüsselspitze.

Der Rüsselmuskelnerv versorgt lediglich Rüsselmuskeln.

Hierzu kommt endlich noch ein Nerv, der zunächst mit dem Buccalconnectiv zieht, dann aber mit den Rüsselnerven nach vorn geht zur Mundschleimhaut, hauptsächlich zu der als Geschmackswulst angesprochenen Leiste (S. 322). Haller deutet ihn als Geschmacksnerven.

Die Buccalganglien entsenden Nerven sowohl nach vorn, wie nach hinten.

Nach vorn geht der Nerv für die Radulascheide und zwei andere, welche mit einem Ast des ersteren das vordere Darmnetz bilden, das zugleich die Aorta umspinnt. Nach hinten geht jederseits eine feine Faser ab zum Darmnervennetz, ausserdem ein starker unpaarer Mitteldarmnerv von der Commissur; er zieht theils unter, theils über dem Darm bis in die Herzgegend. Aeste und Maschen versorgen die Speicheldrüsen und die Vorderdarmdrüse, die ein besonders feines Maschenwerk erhält. Es ist schwierig, diese Nerven im Einzelnen auf die von *Buccinum* zu beziehen.

Die Pedalnerven geben vier vordere, sechs hintere und sechs seitliche Nerven ab. Von den vorderen geht der erste nach oben und vorn, der zweite zur Fussdrüse, der dritte zum Vorderrand als Tastnerv, die lateralen zur Seitenwand (Epipodialnerven ?), die übrigen versorgen die Sohle.

Die Pleuralganglien liefern nach Haller rechts und links zwei Nerven, links als parietale, rechts beim Männchen als Penisnerven, der eine sensitiv, der andere motorisch.

Aus dem linken Mantelganglion kommen drei Nerven:
der linke äussere Mantelnerv;
der Siphonalnerv und
der linke Columellaris.

Die ersten beiden verlaufen nach Haller erst parallel, nachher geht der erste zum Mantelrand, der Siphonalnerv bildet ein kleines Ganglion unter der Spitze der Kieme, das Siphonalganglion, von dem aus der Sipho und der benachbarte Mantelheil innervirt wird; ausserdem mündet darin die Zygose vom ersten Branchialnerven*).

Das rechte Mantelganglion liefert drei entsprechende Nerven:
der rechte äussere Mantelnerv bildet mit
dem rechten inneren Mantelnerven ein Maschenwerk;
der rechte Spindelmuskelnerv ist schwächer als der linke.

*) Bouvier kritisirt diese Darstellung Haller's, aber wie mir scheint, ohne sie genau verstanden zu haben, daher ich einfach Haller gefolgt bin.

Digitized by Google

Das Supraintestinalganglion liefert nach Haller den Geruchsnerven, der indess aus dem rechten Pleuralganglion stammen, sich der Supraintestinalcommissur nur anlegen und durch das Supraintestinalganglion bloss hindurchtreten soll. Ein Stück hinter diesem Ganglion soll die Visceralcommissur noch einen Nerven abgeben, den Kiemennerven, der sich in vier Aeste theilt, einen, der mit einem Abdominalnerven anastomosirt, für das vordere Drittel der Kieme, zwei für die hintere Kiemenhälfte, und einen, der das Kiemenende versorgt und auf das Pericard übertritt. Nach Bouvier kommt dagegen meist aus dem Supraintestinalganglion noch ein zweiter, accessorischer Kiemennerv, beide für Kieme und Osphradium; aus der Commissur aber treten statt des einen vier bis sechs Nerven aus ihr ab, von denen die vorderen zu Osphradium und Kieme gehen. Hier scheinen jedoch sehr wechselnde Verhältnisse vorzuliegen. Denn Haller beschreibt später noch einen Fall, wo sich der Osphradialnerv aus dem Supraintestinalganglion bald spaltet und den einen Ast als Anastomose zur Visceralcommissur sandte. Das Siphonalganglion war doppelt, und in die Visceralcommissur war noch ein kleines Ganglion eingelagert.

Vom Subintestinalganglion giebt Haller gar keinen Nerven an; wohl aber entsendet die rechte untere Visceralcommissur noch einen zur Samenrinne oder zum Uterus.

Aus den drei Abdominalganglien kommen eine Anzahl Nerven für die verschiedenen Eingeweide, wobei einige ganz an den Darm und seine Drüsen treten, andere nur Aeste dahin abgeben; sie bilden zusammen ein reiches Netzwerk am Darm (Subpericardialnetz und Darmnetze). Der Genitalnerv bildet, oft nach vorheriger Spaltung und Wiedervereinigung, ein kleines Ganglion an der Gonade. Das linke Ganglion giebt die Anastomose für den einen Kiemennervenast und das Pericard (s. o.), sowie zwei Darmnerven; der mittlere liefert einen Herznerven für die Herzmusculatur, einen Nierennerven und mehrere für das Darmgeflecht, das im Ganzen am ganzen Darm gut entwickelt ist.

Purpuriden (XXIX, 3—6).

Wieder kommen fast nur die Arbeiten von Haller (1410) und Bouvier (1363) in Betracht, am ausführlichsten an *Concholepas peruvianus*. Bouvier hat die Familie aufgestellt und an die Muriciden angeschlossen, während Haller die Thiere unter die Bucciniden rechnet.

Bouvier hat *Purpura lapilleus*, Haller *P. persica* (XXIX, 3) und *P. planispira* untersucht, wobei sich viel Unterschiede ergaben, die immerhin nicht ganz unwesentlich sind. Die Cerebralganglien stossen in der Mitte zusammen, doch kann man nach Bouvier die Cerebralcommissur noch erkennen. Nach demselben Autor existiren zwischen dem Cerebral- und Pleuralganglion Einschnürungen, zwischen Pleural-, Supra- und Subintestinalganglien kurze Commissuren. Nach Haller ist die Verschmelzung viel weiter gegangen. Die Pleuralganglien sind von den

Digitized by Google

cerebralen nicht zu trennen; ebenso sind die Mantelganglien von den pleuralen nicht abgesetzt, daher also besser gar nicht als solche zu bezeichnen, das Subintestinalganglion ist mit dem linken Pleuralganglion continuirlich. Nur zwischen dem Supraintestinal- und dem rechten Pleuralganglion existirt eine kurze Commissur. Die Buccalganglien sind durchweg fast bis zur Berührung an einander gerückt, ein scharfer Unterschied gegen die Bucciniden. Pedalganglien wie bei den vorigen. Das Cerebropedalconnectiv bleibt sichtbar. Nach Bouvier sind zwei Abdominalganglien vorhanden, von denen das rechte quergestreckt ist, also wohl dem mittleren und rechten der Bucciniden entspricht.

Für den Penis entspringt nach Bouvier ein Nerv am hinteren Rande des rechten Pedalganglions, dessen Aeste vielfach Anastomosen bilden; nach Haller kommen wieder zwei Penisnerven vom Pleuralganglion.

Aus dem Subintestinalganglion kommt ein sehr starker Nerv, der hier nach Haller drei Nerven umfasst, den rechten Columellaris, den rechten inneren Mantelnerven und den linken Columellaris, ausserdem die rechte Visceralcommissur. Sie schliesst den zygotischen Nerven ein, der, aus dem rechten Pleuralganglion stammend, durch das Ganglion nur hindurchtritt und nachher den Nerven für die Samenrinne, bez. den vorderen Theil des Uterus abgiebt.

Concholepas (XXIX, 4, 5) dürfte in der Concentration und Verschmelzung besonders der unteren Schlundganglien das Maximum erreicht haben. In diesem Punkte stimmen Bouvier und Haller überein, aber leider auch fast nur in diesem. Da ihre Arbeiten gleichzeitig unter der Presse waren, haben sie selbst nicht versuchen können, die Differenzen zu würdigen. Es bleibt nichts übrig, als sie historisch darzulegen. Man erhält den Eindruck, als ob Haller*) einige Einzelheiten mehr gesehen hätte, während Bouvier's Darstellung weniger von den Resultaten an den verwandten Formen abweicht. Selbst die Annahme, dass sich unter der einzigen *Concholepas peruviana* verschiedene Species verbergen, reicht kaum zur Erklärung aus.

Nach Bouvier verhält sich der Schlundring folgendermaassen:

Die grossen Cerebralganglien stossen ohne Commissur aneinander, ebenso die Buccalganglien. Die Pleuralganglien sind von den cerebralen nur durch eine seichte Einschnürung geschieden, oft fast ohne Grenzbestimmung. Das grössere linke liegt etwas unter, das kleinere rechte etwas über dem Darm, der Schlundring ist etwas nach links gedreht. Das Supraintestinalganglion ist durch eine kurze und breite Commissur mit den rechten pleuralen verbunden. Das sehr grosse Subintestinalganglion, rechts unter dem Darm, hängt fast ohne Commissur am linken pleuralen, am rechten mindestens ebenso eng. Die Subintestinalcommissur hat zwei schwache Auftreibungen, die noch zum linken Pleuralganglion

*) Von der Schwierigkeit, mancherlei sinnentstellende Lapsus in Haller's Arbeit aufzuklären, sehe ich ab. Ihr aufmerksamer Leser wird damit zu kämpfen haben.

Digitized by Google

gehören. Die Pedalganglien sind sehr gross, mindestens so gross als alle übrigen zusammengenommen, ohne Pedalcommissur. Die Cerebropedalcommissur ist so kurz und massig, dass die Cerebralganglien eigentlich direct mit den pedalen zusammenhängen. Die Pleuropedalconnective sind etwas weniger dick und länger. Die Spalte zwischen den Connectiven ist sehr reducirt und durch einen Seitenast der vorderen Arterie ausgefüllt. Von den beiden Abdominalganglien ist das linke kleiner.

Nach Haller ist von einem gesonderten Supraintestinalganglion gar keine Rede, vielmehr liegt unter dem Schlundring über den Pedalganglien nur ein gangliöser Halbring, an dem durch schwache Einschnürungen einzelne Ganglien zur Noth abgegrenzt werden, sicherer jedoch noch den Nerven. Dazu wunderliche Abweichungen im Einzelnen. Die Cerebralganglien stossen dicht zusammen. Die Buccalganglien, deren Connective nach Haller nur hier nicht aus den Pleuralganglien kommen, sondern in die Cerebralganglien einbezogen sind, haben eine kurze Commissur zwischen sich, sie sind einander meist wenig gleich. Die Pleuralganglien sollen sich von den cerebralen kaum trennen lassen, sie sollen andererseits direct in die Pedalganglien übergehen. Ein Cerebropedalconnectiv wird nicht angegeben, auch nicht, ob es vom Pleuralganglion etwa überwachsen sein soll! Von den Pleuralganglien sollen Mantelganglien abgetrennt sein. Das linke Mantelganglion soll durch zwei kurze Commissuren mit dem linken Pleuralganglion, und durch seine kurze Commissur mit dem linken Pedalganglion verbunden sein! Die letztere, die man zur Noth als Pleuropedalconnectiv deuten könnte, wobei das Pleuropedalconnectiv Haller's in Wahrheit das Cerebropedalconnectiv wäre, soll nun der linke Columellarnerv sein, der von den Pedalganglien direct auf das linke Mantelganglion übergetreten wäre, um durch dieses hindurch erst weiter rechts zum Vorschein zu kommen*). Das rechte Mantelganglion soll viel inniger mit dem rechten Pleuralganglion zusammenhängen; als Supraintestinalganglion wird der Theil des wurstförmigen Halbrings, der zwischen Subintestinal- und rechtem Mantelganglion gelegen ist, gedeutet. Die beiden Abdominalganglien sollen gleich sein. Die Pedalganglien, durch einen Einschnitt in einen vorderen und hinteren Abschnitt getheilt, geben aus beiden viele Nerven ab. Seitlich entspringt ein kleiner gangliöser Stamm. Nebenbei heisst es an anderer Stelle, dass hier die Pedalganglien die Innervirung des Schalenmuskels übernehmen, ohne irgend weiteren Beweis!

*) Auf diese Verschiebung des linken und eine entsprechende des rechten Columellarnerven, welche durch eine ziemlich weit hergeholte Hypothese erklärt wird, möchte ich mich nicht näher einlassen. Die Columellarnerven sollen ursprünglich laterale Nerven der Pedalganglien sein, mit sowohl sensitiven als motorischen Fasern. Man versteht aber nicht, wie Haller überhaupt einen linken Columellarnerven herleiten will, wenn der Spindelmuskel lediglich aus einem rechten Schalenmuskel entstanden sein soll. Man kann dann nur an nachträgliche Verbindungen denken, deren Natur aber selbstverständlich eine grundlegende Hypothese ausschliesst. Hier liegt noch eine gründliche Unklarheit vor.

Digitized by Google

Die Differenzen in den übrigen Nerven drücke ich in folgender Tabelle aus:

Bouvier.	Haller.
Cerebralganglien.	
Fühlernerv. Opticus. 1 Rüsselscheidennerv. 3 Rüsselnerven auf Strecken mit Buccalnerven vereinigt. 1 oder 2 Nackennerven.	Fühlernerv. Opticus. Pseudoacusticus. Buccalmuskelnerv. Rüsselmuskelnerv. Hautrüsselnerv. 1 Kopfhautnerv.
Buccalganglien.	
Jederseits einer für Oesophagus und Mundhöhle, einer für Radulascheide und Seiten der Bucca, einer für Oesophagus und Speicheldrüsen. Dazu ein unpaarer für Darm, Aorta, Vorderdarmdrüse.	Der Geschmacksnerv*). Mehrere Vorderdarmnerven. Der unpaare entsteht anfangs als Markstamm meistens aus dem linken Buccalganglion.
Pedalganglien.	
2—3 Lateralnerven von der Seitenfläche. Unten viele Nerven, die sich in drei Gruppen zerlegen, vorn, seitlich, hinten. Links spaltet sich die seitliche Gruppe wieder in zwei. Ein besonders starker Nerv der hinteren Gruppe geht bis gegen das Sohlenende.	1 Lateralnerv von der Seitenfläche, gangliös beginnend. Unten viele Nerven, in zwei Gruppen, vorn und hinten.
Penisnerv.	
Einer vom rechten Pedalganglion; er versorgt erst die benachbarten Nackenmuskeln.	Zwei vom rechten Pleuralganglion.
Linkes Pleuralganglion.	
1 oder 2 schwache Parietalnerven. Der Mantel-Sipho-Nerv, mit dem Zygosenast. Der linke untere Mantelnerv, für den Mantelrand, stark. Der linke Columellarnerv.	O.

*) Der Geschmacksnerv soll nach Haller aus den Cerebralganglien entspringen, aber bei den Rhachiglossen ausser *Concholepas* soll er — innerhalb der Ganglien? — erst zum Pleuralganglion ziehen und hier mit dem Buccalconnectiv austreten; an und für sich ein reiner Sinnesnerv, soll er aus dem Buccalganglion Fasern für die Epithelialdrüsen der Mundhöhle mitnehmen. Bei *Concholepas*, wo allein die Buccalconnective durch die Cerebralganglien hindurch austreten sollen, sollen die Geschmacksnerven dementsprechend unmittelbar mit diesen Connectiven zu den Buccalganglien und, durch Fasern von diesen verstärkt zur Mundhöhle ziehen. In dieser Auffassung ist leider die Grenze, von der an die Beobachtung durch die Speculation ersetzt wird, recht schwer auszumachen.

Digitized by Google

Rechtes Pleuralganglion.

O.	O.

Linkes Mantelganglion Haller.

O.	2 Parietalnerven, entsprechend den Penisnerven. Der Siphonalnerv. Der linke untere Mantelnerv. Der linke Columellarnerv (aus dem linken Pedalganglion. S. o.).

Rechtes Mantelganglion Haller, ohne feste Grenze.

O.	Penisnerven. Rechter unterer Mantelnerv. Rechter Columellarnerv. Rechter oberer Mantelnerv.

Supraintestinalganglion Bouvier.

Linke Visceralcommissur. Zwei Kiemennerven, der vordere besonders für das Osphradium und den Mantel, mit dem Zygosenast, der hintere für die Kieme.	Aus dem entsprechenden Abschnitt des Halbrings die linke Visceralcommissur, anfangs schmal, dann mit gangliösem Belag.

Subintestinalganglion Bouvier.

Der rechte vordere Mantelnerv mit einem Columellarast. Der Pallio-Columellarnerv mit umgekehrtem Stärkeverhältniss der Aeste. Der rechte hintere Mantelnerv, z. T. mit dem vorigen anastomosirend. Der hintere Pallio-Columellarnerv. Die rechte Visceralcommissur.	Die rechte Visceralcommissur (aus einem unbestimmten Abschnitte).

Linke Visceralcommissur.

O.	Der Osphradialnerv.

Rechte Visceralcommissur.

Ein Rectogenitalnerv.	O.

Die Differenzen sind gross genug, um zu erneuter Untersuchung aufzufordern.

Monoceros (XXIX, 6) soll nach Haller eine Zwischenstufe zwischen *Purpura* und *Concholepas* darstellen. Das Subintestinalganglion ist mit dem linken Pleuralganglion verschmolzen, nach rechts durch ein dünnes Zygo-

Digitized by Google

connectiv mit dem rechten Pleuralganglion verbunden, das Supraintestinalganglion ist noch in normaler Weise deutlich, es hängt ohne Commissur an einer nach links geschobenen Ausladung des rechten Pleuralganglions. Eigenthümlich ist ein dicker vom linken Pleuralganglion abgezweigter Stamm, der die Wurzeln des linken Columellaris, des linken unteren Mantelnerven und des Siphonalnerven enthält. — Die Zwischenstellung erscheint mir nicht eben ganz klar.

Volutiden (XXIX, 7).

Nach Bouvier sind die Volutiden in der Concentration des Nervensystems höchstens so weit gegangen wie die Turbinellen; sie stellen die erste Stufe einer besonderen Rhachiglossengruppe dar. Sie zeigen verwandtschaftliche Züge mit den Pleurostoniden. Die gewöhnlich angenommene Zusammengehörigkeit mit den Mitriden bleibt noch zu untersuchen.

Die Cerebralganglien sind eng verschmolzen. Vorn und aussen entspringen jederseits zwei starke Rüsselnerven, zwei stark verzweigte Fühlernerven für die dachartig verschmolzenen Fühlerbasen, die freien Fühlergeisseln und die Augen, sowie ein Parietalnerv. Die Buccalconnective sind sehr kurz, die runden Buccalganglien durch eine ziemlich lange Commissur verbunden. Die Hauptnerven gehen jederseits nach vorn zur Buccalmasse und den Speicheldrüsen, einer nach hinten zum Oesophagus, sie vereinigen sich nicht zu einem unpaaren Nerven. Die grossen Pedalganglien sind ähnlich verschmolzen wie die cerebralen; von den vielen Nerven zieht jederseits ein besonders starker nach vorn. Die Pleuralganglien sind fast ganz mit den cerebralen verschmolzen, Cerebro- und Pleuropedalconnective kurz und breit. Das rechte Pleuralganglion giebt einige Parietalnerven ab, vom linken kommen der Mantel-Sipho-Nerv mit Zygosenast am Anfange des Sipho, ein Nerv für einen Theil des Sipho und den einen Siphoanhang, ein dritter ebenfalls für einen Theil des Sipho und wahrscheinlich für den zweiten Siphoanhang, ein schwacher Columellarnerv, sowie einige sehr zarte Hautnerven, die auch Aeste an den Spindelmuskel abgeben. Die Supraintestinalcommissur ist verhältnissmässig sehr lang, sie schwillt allmählich zum Supraintestinalganglion an. Das giebt statt der üblichen drei nicht weniger als acht bis zehn Nerven ab, indem die Verzweigung der Kiemen-Osphradialnerven sich bis auf das Ganglion selbst herabschiebt. Das annähernd dreieckige Subintestinalganglion hängt durch ein kurzes breites Connectiv mit dem linken, und durch ein längeres dünneres Zygoconnectiv mit dem rechten Pleuralganglion zusammen. Seine Nerven sind ein feiner Parietocolumellarnerv, ein derber und zwei schlanke Parietalnerven und der rechte Mantelnerv, der also vom rechten Pleuralganglion hierher verlegt ist. Hinten liegt nur ein Abdominalganglion.

Hier schliesst sich *Halia priamus* an, die ich früher mit Poirier

Digitized by Google

als Buccinide genommen habe. Dall*) weist darauf hin, dass wir in ihr eine deckellose Volutide zu erblicken haben. In der That stimmt das Nervensystem nach Poirier's Zeichnung auffallend mit dem von *Voluta* überein, wobei nur zu bemerken ist, dass die beiden Buccalganglien mit einander verschmolzen sind.

Harpiden und Olividen.

Ausser einer Bemerkung Jhering's liegt die Arbeit Bouvier's an *Harpa*, *Oliva* und *Marginella* vor, dazu eine Specialuntersuchung der Fussnerven von Brock (1372). Der Schlundring unterscheidet sich von dem der Bucciniden nur durch noch grössere Concentration, grössere Differenzen bieten die Nerven.

Bei *Harpa* sind bereits fast alle Ganglien nur noch durch Einschnitte von einander getrennt, das Supraintestinalganglion stösst bereits direct an das rechte Pleuralganglion. Bei den anderen Gattungen erreicht die Concentration ihren höchsten Grad; es kann weder von Commissuren noch Connectiven geredet werden, alle Ganglien berühren sich so weit, dass der Zellenbelag von einem auf das andere übergreift; die Spalte zwischen dem Cerebro- und Pleuropedalconnectiv ist kaum noch zu erkennen. Umgekehrt verhält sich die Buccalcommissur, die bei *Harpa* kurz, bei den anderen ziemlich lang ist. Die Buccalconnective sind überall fast verschwunden.

Bei *Harpa* ist der Opticus ein Zweig des Tentakelnerven, weniger schlank als gewöhnlich.

Ein enormer Mantel-Sipho-Nerv, welcher die periphere Zygose abgiebt, soll vom rechten Pleuralganglion entspringen (wohl ein Lapsus). Eine hohe Uebereinstimmung mit *Buccinum* liegt in dem Ursprung eines grossen Parietalnerven jederseits aus dem Pleuropedalconnectiv. Der linke ist besonders stark und versorgt die Haut von der Tentakelbasis bis nahe zum Hinterende des Osphradiums, wo er vom zweiten Kiemennerven abgelöst wird, rechts ist er schwächer und erstreckt sein Gebiet weniger weit nach hinten, weil hier zwei Parietalnerven aus dem rechten Parietalnerven eintreten. Der vordere davon entspricht fast dem genannten linken, der andere hat sein Gebiet viel weiter hinten und versorgt auch den Spindelmuskel. Das Subintestinalganglion liefert ausser der Visceralcommissur zwei starke Mantelnerven.

Bei *Oliva* sind alle Branchialnerven in einem gemeinsamen Stamm zusammengefasst, der ausser der Visceralcommissur das Supraintestinalganglion verlässt. Die Pedalganglien sind enorm. Der Mantel-Sipho-Nerv vom linken Pleuralganglion giebt einen Ast in den Fühlerfortsatz an der Basis des Siphos. Der rechte Mantelnerv, vom Subintestinalganglion, liefert einen sehr starken Ast für das fühlerartige Filament am rechten Mantelrand. Es sind zwei Abdominalganglien vorhanden.

*) H. W. Dall, On the genus Halia of Risso. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia 1898. S. 190—193.

Digitized by Google

Brock untersuchte die Verzweigung der vorderen Fussnerven im Propodium von *Oliva natura* Lam. und *Harpa ventricosa* Lam. Sie ist in beiden Fällen sehr stark und erreicht das Maximum bei *Harpa*, so dass das ganze Propodium von einem unheimlichen Reichthum von Nerven und Ganglien durchsetzt ist, für den sich kaum eine genügende physiologisch-biologische Erklärung findet. Die Nerven gehen sehr bald in Querreihen gut umschlossener Knoten über, denen nach dem Vorderrande zu sich immer neue und immer kleinere anschliessen, in regelrechter Abnahme der Grösse und Zunahme der Zahl. Die Ganglien sind sternförmig und scheinen mit allen benachbarten in Communication zu stehen, bisweilen in doppelter.

Toxoglossen.

Wenn ich die Toxoglossen noch vereinigt lasse, so geschieht es trotz Bouvier, welcher die Cancellariiden von ihnen weg zu den Rhachiglossen stellt in die Nähe der Purpuriden. Indess drückt schon die zusammenfassende Bezeichnung Stenoglossen die Schwierigkeit einer genauen Scheidung zwischen Rhachi- und Toxoglossen aus. Dass die Toxoglossen nicht einfach als eine Weiterbildung der Rhachiglossen in directer Linie genommen werden können, geht schon aus der durchweg geringeren Concentration des Schlundrings hervor. Bei den Cancellariiden und Coniden geht sie am weitesten.

Cancellariiden (XXIX, 8).

Die ovalen Cerebralganglien sind durch eine kurze, breite Cerebralcommissur verbunden, ebenso die sehr grossen Pedalganglien. Die seitlichen Connective sind kurz, breit, mit gangliösem Belag. Die Pleuralganglien sind von den cerebralen nur durch Einschnürungen abgesetzt, ebenso hängt das Subintestinalganglion an ihnen mit zwei kurzen Verbindungen, von denen das Zygoconnectiv das schwächere ist. Das Supraintestinalganglion dagegen ist weit entfernt, an langer Supraintestinalcommissur. Es sind zwei Abdominalganglien vorhanden, von denen das rechte das breitere ist. Die linke Zygose liegt an der Basis des Sipho. Der Penisnerv entspringt vom rechten Pedalganglion. Das linke Pleuralganglion entsendet einen Parietalnerven, den Columellar- und einen grossen Mantel-Sipho-Nerven, das rechte giebt nur einen schwachen Parietalnerven ab, der rechte Mantelnerv und ein starker Parietocolumellaris entspringen vom Subintestinalganglion. Auch die rechte Visceralcommissur giebt zwei starke Nerven ab.

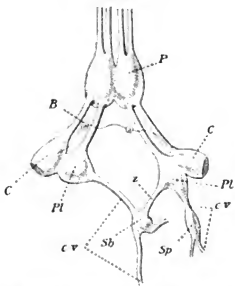
Pleurotomiden.

Die beiden Pleurotoma-Arten, welche Bouvier als der einzige studirt hat, weichen etwas von einander ab. *Pleurotoma babylonica* differirt wenigstens ebenso sehr von *Pl. nodifera* als von *Terebra aciculina*; sie stellt einen Uebergangstypus dar; *Pl. nodifera* neigt mehr zu Conus.

Digitized by Google

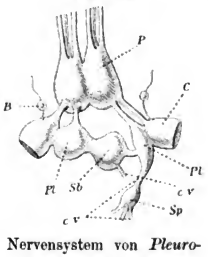
Die Cerebralganglien sind von einander und von den Pleuralganglien nur durch Einschnürungen getrennt. Die Buccalganglien, durch eine mässige Commissur verbunden, sind bei *Pl. nodifera* von cerebralen ziemlich weit getrennt. Ebenso sind die seitlichen Hauptconnective und die Verbindungen des Subintestinalganglions mit den pleuralen ziemlich lang und schlank, erstere rechts etwas länger. Bei *Pl. babylonica* sind alle diese Verbindungen beträchtlich kürzer, nur die Buccalcommissur ist viel länger; das linke Buccalconnectiv ist kürzer als das rechte. Das Subintestinalganglion ist mit dem linken Pleuralganglion durch eine kurze und breite, mit dem rechten durch ein etwas längeres dünnes Zygoconnectiv verbunden. Das Supraintestinalganglion hängt bei beiden mittelst einer kurzen, breiten Commissur am rechten Pleuralganglion.

Fig. 105.



Nervensystem von *Pleurotoma nodifera*. Nach Bouvier.

Fig. 106.

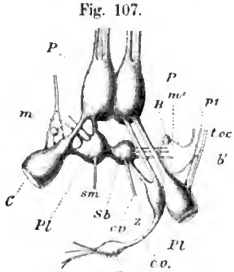


Nervensystem von *Pleurotoma babylonica*. Nach Bouvier.

Terebriden.

Bouvier hat sechs Arten untersucht, er schliesst die Gattungen an die Pleurotomiden an, in der Reihenfolge: *Hastula*, *Terebra*, *Euryta*, *Myurella*, *Acus*, so dass *Acus* am entferntesten steht. Der Schlundring neigt asymmetrisch nach links. Zu Grunde gelegt wird das Nervensystem von *T.* (*Acus*) *dimidiata*. Die Lage des Schlundrings ist dieselbe wie bei *Buccinum*. Die Cerebralganglien sind nur durch eine Einschnürung getrennt. Das linke Buccalconnectiv ist sehr kurz und viel kürzer als das rechte. Die kleinen rundlichen Buccalganglien sind durch eine lange, feine Commissur verbunden. Die Cerebro- und Pleuropedalconnective sind lang, zumal rechts. Das rechte Pleuralganglion stösst unmittelbar an das cerebrale, links ist eine kurze breite Commissur dazwischen. Ebenso hängt an ihm das Subintestinalganglion. Das Zygo-

Fig. 107.



Nervensystem von *Terebra dimidiata*. Nach Bouvier.

Digitized by Google

connectiv ist viel länger und schwächer, deutlich ausgebildet. Noch länger ist die Supraintestinalcommissur. Von den Cerebralganglien gehen zwei starke Nerven aus für den Kopf und die Rüsselscheide. Vom äusseren geht der Opticus aus, der zugleich den Fühlernerv darstellt nach der apicalen Lage des Auges. Von den Pedalganglien gehen zwei Nerven unterhalb der Fühler nach unten in den Fuss. Vom linken Pleuralganglion kommen drei Nerven, der Mantel-Sipho-Nerv mit dem Zygosenast, ein feinerer Mantelparietalnerv und der Columellaris*). Zwei starke Kiemengeruchsnerven entspringen vom Supraintestinalganglion, dazu ein weiterer Kiemennerv von der linken Visceralcommissur. Das Subintestinalganglion giebt ausser zwei Parietalnerven den rechten Mantelnerven ab, ein weiterer kommt von der rechten Visceralcommissur. — Bei *T.* (*Acus*) *maculata* ist die Concentration weiter gegangen, indem Cerebral-, Pleural- und Subintestinalknoten näher an einander rücken.

Bei *T.* (*Myurella*) *duplicata* existirt noch eine kurze Cerebralcommissur. Die Buccalconnective sind sehr kurz, die Commissur ist lang. Jedes giebt einen Nerven zur Radulascheide, das rechte ausserdem einen starken zur Rüsselarterie mit einem Ast zum Oesophagus.

Bei *T.* (*Hastula*) *aciculina* ist die Supraintestinalcommissur relativ lang. Die runden grossen Buccalganglien ruhen, durch kurze Connective mit den cerebralen verbunden, auf den pedalen.

Coniden (XXXI, 1, 2).

Von *Conus virgo* besonders verdanken wir Bouvier eine ausführliche Schilderung. Bergh hat sie ohne Einwand bestätigt an verschiedenen Arten. Die älteren Figuren von Poli und Delle Chiaje lassen zu wünschen übrig, auch Jhering hat bei *C. literatus* nicht alle Ganglien gefunden. Charakteristisch ist die hochgradige Verschmelzung der Cerebral- und Pleuralganglien und des Supraintestinalganglions, die asymmetrische Stellung, wobei die Pedalganglien schräg nach rechts und vorn verschoben sind, die doppelte Buccalcommissur, entstanden durch Vereinigung zweier Nerven zu einem unpaaren und die drei weit von einander getrennten Abdominalganglien. Das Subintestinalganglion, ziemlich weit hinten, hängt durch ziemlich dicke Stränge an beiden Pleuralganglien.

Die Cerebralganglien sind nur durch eine Einschnürung getrennt. Von den specifischen Sinnesnerven ist der Opticus mit den starken Fühlernerven in dasselbe Neurilemm eingeschlossen. Der Fühlernerv versorgt zugleich die gesammte Kopfhaut und -musculatur und das Tentakel. Ausserdem liefern die Ganglien drei Nerven für den Rüssel und drei für die Rüsselscheide, bez. die Musculatur (proboscidales und rostrales Bergh).

*) So nach der Abbildung. Nach dem Text würde der Columellarnerv vom rechten Mantelganglion stammen.

Digitized by Google

Die Buccalconnective sind lang, Bergh zeichnet sie noch viel länger als Bouvier. Die Buccalganglien behalten die ursprüngliche Lagebeziehung zu dem rudimentären Pharynx bei. Die Buccalcommissur ist lang. Sie geben jederseits einen Nerven zur Giftdrüse (oder bloss rechts?). einen (oder zwei?) für den Oesophagus im Rüssel, zwei für die Radulascheide. Die hintere Commissur entsteht aus zwei verschmolzenen Nerven. die als ein aus ihrer linken Hälfte tretender Stamm besonders die Giftdrüse und ihre Musculatur versorgen, wohl auch den Oesophagus u. s. w.

Die stark verschmolzenen Pedalganglien geben viele Nerven in einem starken Bündel ab. Ein Nerv zeichnet sich durch seine Stärke aus, er entspringt an der Eintrittsstelle des langen Cerebro- und Pleuropedalconnective; der linke versorgt den vorderen, der rechte den hinteren Theil des Fusses. Vom rechten Ganglion kommt der Penisnerv.

Das linke Pleuralganglion liefert zwei schwache Parietalnerven, den grossen Mantelsiphonerven, dessen Zygosenast vom ersten Kiemennerven bald unter spitzem Winkel, bald in weitem Bogen herantritt, den hinteren linken Mantelnerven und einen Columellaris. Vom Supraintestinalganglion kommt ein schwacher Parietalnerv und zwei starke Kiemen-Osphradialnerven.

Das rechte Pleuralganglion entsendet nur einen zweiten Columellaris. Alle Nerven für die rechte Körperseite kommen vom Subintestinalganglion, zwei Parietalnerven, ein Parietocolumellaris und der starke rechte Mantelnerv.

Die linke Visceralcommissur giebt zwei Parietalnerven ab, die rechte zwei bis vier für die Rectogenitalgegend und den Mantel. Dann folgen das rechte und linke und endlich das mittlere Abdominalganglion in weitem Abstand, dem rechten mehr genähert. Das rechte Abdominalganglion liefert beim Weibchen einen starken Nerven für den Mantel und die Rectogenitalgegend, beim Männchen ist er schwächer. Das mittlere giebt drei Nerven, einen rectogenitalen, einen starken für Herz, Niere, Leber und Gonade und einen für die vorderen Leberlappen. Ein Lebernerv entspringt beim Weibchen von der Commissur zwischen mittlerem und linkem Abdominalganglion. Das letztere ist das kleinste, es liefert beim Männchen zwei Lebernerven, beim Weibchen nur einen.

b. Histologie des Nervensystems und seiner Hüllen (XXXI, 3—5).

Ich kann mich hier für die Rhipidoglossen auf die ausführliche und grundlegende Arbeit Haller's (1407) beschränken, zu der nur wenig Zusätze von anderen Formen zu machen sind. Betreffs der höheren Formen haben Garnault (1394) an *Cyclostoma* und Bernard an *Valvata* (1343, II) genauere Angaben gemacht. Gibson's Angaben über *Patella* (1400) weichen von denen Haller's nicht sehr ab, sind aber viel kürzer.

Modernste Untersuchungen über ein einfaches oder doppeltes Fibrillennetz, über den Bau der Ganglienzellen, über das Verhältniss von Spongioplasma und Hyaloplasma sind meines Wissens an Prosobranchien nicht angestellt.

Digitized by Google

Allgemeines.

Nach Haller entspringen die Fortsätze der Ganglienzellen entweder aus dem Protoplasma oder aus dem Nucleolus. Ob das letztere angesichts der modernen Resultate an anderen Thieren noch haltbar ist, ob es sich nicht viel mehr um ein inneres, den Kern dicht umgebendes Fibrillennetz handelt, bleibe dahingestellt. Bernard leugnet die Nucleolusursprünge. Eine Zelle kann entweder beide Fortsätze zeigen oder den Plasmafortsatz allein, nie bloss den Kernkörperfortsatz. Ein weiterer Unterschied zwischen den Fortsätzen existirt nicht. Man kann aber unterscheiden zwischen Stammfortsätzen, die sich als Faser in einen Nerven begeben, Netzfortsätzen, welche sich in das Fibrillennetz, die Leydig'sche Punktsubstanz, auflösen und Verbindungsfortsätzen, welche in den Fortsatz einer benachbarten Ganglienzelle übergehen. Doch bestehen, in Uebereinstimmung mit den neuesten Erfahrungen, kaum schärfere Unterschiede. Ein starker Fortsatz, der anfangs als Stammfortsatz erscheint, kann sich noch in das Netzwerk auflösen u. dergl., wie überhaupt für kein Verhältniss sich ein durchgreifendes Schema aufstellen lässt.

Während Bernard annimmt, dass alle Fortsätze in das Fibrillennetz sich auflösen, stimmt Garnault mit Haller darin überein, dass auch ein Hauptfortsatz direct in den Nerven übertreten kann, wobei er sich in immer feinere Fibrillen zertheilt. (Es sei darauf hingewiesen, dass auch Nabias bei den Pulmonaten zu dem gleichen Ergebniss gelangt ist.)

Die Grösse der Ganglienzellen bewegt sich in ziemlich engen Grenzen, sowohl nach unten, als noch mehr nach oben hin. Die kleinsten gehen im Durchmesser kaum unter 0,04 mm herunter, die grossen kaum über 0,2 mm hinaus, also im Verhältniss 1:5, gegenüber anderen Gastropoden sehr unbedeutend.

Für *Valvata* giebt Bernard das gleiche Verhältniss an, aber bei der kleinen Form unter entsprechender absoluter Reduction 0,004—0,02 mm. Die voluminösesten Zellen sollen im Abdominalganglion und im Geruchsganglion liegen, die im Ganzen nur etwa ein Dutzend Zellen enthalten.

Bemerkenswerth ist, dass die Cerebralganglien relativ kleine Zellen enthalten.

Die grössten Zellen sind meist gestreckt dreieckig, mit basalen, bez. corticalen Verbindungsfortsätzen zu kleinen corticalen tri- oder multipolaren Zellen und einem starken centralen Stamm- oder auch wohl Netzfortsatz. Manchmal kommen noch seitliche Fortsätze vor, die ebenfalls Verbindungsfortsätze zu sein pflegen. Diese grossen Dreieckzellen fehlen den Cerebralganglien, sie beschränken sich auf die Pedalstränge und deren Pleurocerebraltheil, bez. die Pleuralganglien. Der Nucleolarfortsatz, meist schwach, kann zu jeder Art von Fortsätzen werden; doch scheint er als Verbindungsfortsatz nur mit dem Protoplasmafortsatz einer anderen Zelle zu verschmelzen, nie aber mit einem anderen Nucleolarfortsatz. Unter den kleinen Zellen sind bei *Trochus* und *Haliotis* im Cerebropedal-

Digitized by Google

theil unipolare birnförmige bemerkenswerth, welche centralwärts von den Dreieckzellen liegen. Ihr langer Fortsatz scheint ein Stammfortsatz zu sein. Doch scheinen noch andere Fortsätze da zu sein, wenigstens bei *Fissurella*. Nach innen von den grossen Dreieckzellen liegen meist kleinere Zellen, an welchen besonders die vielen Verbindungen mit gleichen Nachbarn auffallen. Ganz zu innerst, auch wohl mehr einzeln oder nesterweise im Fibrillennetz vertheilt, liegen kleine Centralzellen, ausgezeichnet durch zahlreiche, bis 20, Netzfortsätze, die nie vom Nucleolus entspringen.

Diese Centralzellen, „Spinngewebszellen", werden von den anderen Autoren auch in den Nerven angegeben. Nach diesen fehlt es auch nicht an unipoloren Ganglienzellen, wie denn die neueren Untersuchungen wohl darin übereinstimmen, dass die verschiedenen Fortsätze in der manchfachsten Weise zusammengefasst oder getrennt werden können.

Die Zellen haben grosse runde Kerne, immer nur einen, der wieder fast ausnahmslos nur einen Nucleolus enthält; die Kernmembran ist deutlich, das Chromatingerüst verschieden entwickelt. Das Zellplasma enthält Pigment, das in gleichen Tropfen peripherisch vertheilt ist. Es wechselt von Gelb bis Ziegelroth, wobei das Gelb schmutzig bräunlich sein kann. Vermuthlich hat es mit Hämoglobin nahe Verwandtschaft und ist ein wichtiges Stoffwechselproduct. Uebrigens haben die Zellen keine Membran.

Die Frage nach der Zellmembran wird von den anderen Forschern verschieden beantwortet. Sie soll von wechselnder Dicke, wohl aber dem Bindegewebe zuzurechnen sein (s. u.). Vignal's Hypothese, dass die Einlagerungen und damit wohl das Pigment, Vorräthe bedeuten, welche je nach dem Ernährungszustande ab- oder zunehmen, wird von Garnault abschlägig beschieden, da sie bei *Cyclostoma* nach der Winterruhe ebenso entwickelt sind wie in der guten Jahreszeit.

Das ganze Innere der verschiedenen Ganglien- und Markstränge, mit Ausnahme der Connective, wird bei den Rhipidoglossen lediglich von dem Fibrillennetz eingenommen, mit meist gleichförmig polygonalen Maschen, die unter Umständen in die Länge oder Quere gestreckt sein können. Die mittlere Maschenweite ist 0,036—0,065 mm. Ausser den vereinzelten Centralzellen kommen in dem ganzen Netz keine geformten Elemente vor, weder freie Kerne, d. h. Zellen mit kaum wahrnehmbarem Plasma noch Neuroglia.

Den kleinsten Ganglien fehlt nach Bernard das Fibrillennetz oder die Punktsubstanz.

Das Bindegewebe.

Das Neurilemma ist eine gleichmässig homogene Schicht, welche Ganglien und Nerven fortlaufend überzieht. Eingestreut sind einzelne Kerne mit schwachen Plasmaresten und zarten Pigmenttropfen von derselben Farbe wie in den Ganglienzellen. Von der Aussenhülle dringen

Digitized by Google

Fortsätze nach innen, aber nie bis in das Fibrillennetz. Eigentliche Septen scheinen sie nicht zu bilden, vielmehr da, wo grössere Ganglienzellen an die Hülle stossen, diese sackförmig zu umfassen, als bindegewebige Pseudomembranen, die ächte Zellenmembranen vortäuschen können. Auch bei höheren Formen scheinen diese Ausläufer nicht weiter nach innen vorzudringen. Das Innere der Nerven hat kein Neurilemm.

Das Bindegewebe, welches das Neurilemm der Nervencentren an die Körperwände heftet oder den Raum bis zur benachbarten Leibeshöhle ausfüllt, wechselt etwas, je nach Ort und Art. Um die Pedalstränge von *Fissurella* sieht man ein Zellnetz mit eingelagerten Kernen, bald noch von embryonalem Ansehen, bald mehr in Fasern umgewandelt. Die Lücken enthalten theils Blut-, theils Plasmazellen; letztere, für den Haushalt so wichtig, wechseln sehr an Zahl. Bei *Fissurella* enthalten sie gelbliche Körnchen, bei *Muriciden* häufig Kalk. Um die Otocysten sind die Zellen mehr spindelförmig und zu Strängen geordnet, und dergleichen Unterschiede mehr.

Histologie der Pedalstränge.

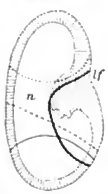
Die corticale Zellschicht ist fast durchweg mehrschichtig. In der oberen Hälfte ist sie am dünnsten, unten wird sie dicker, die grösste Mächtigkeit erreicht sie in der Lateralfurche, wo sie in das Fibrillennetz der Marksubstanz hineinragt. Diese Anhäufung bezeichnet Haller als Lateralkern, er giebt den paarigen (seitlichen unteren) Fussnerven den Ursprung (s. u.). Im allgemeinen liegen in der Rinde zu äusserst kleine Zellen, dann folgen grosse Dreieckszellen, zu innerst wieder kleine. Die äusseren anastomosiren unter einander und mit den Dreieckszellen, welche entweder Netz- oder Stammfortsätze abgeben, aber auch mit den kleineren inneren Zellen sich verbinden können. Die Nerven können natürlich theils aus Stammfortsätzen, theils aus dem Fibrillennetz hervorgehen, sie können, wie Haller sich ausdrückt, entweder Zell- oder Netzursprünge haben, oder vielmehr jeder Nerv hat beiderlei Wurzeln.

Aus dem oberen schwächeren Abschnitt entspringen die gemischten Lateralnerven, mit sowohl sensitiven als motorischen Fasern, am oberen äusseren Rand. Beim Eintritt spaltet sich die Wurzel pinselartig, so zwar, dass jeder Nerv aus dem Abschnitt zwischen seinem Austritt und dem des nächstfolgenden seinen Ursprung herleitet. Man kann wohl die Wurzeltheile in horizontale und verticale unterscheiden, doch ohne scharfe Grenze, da sie sich naturgemäss beim Austritt vereinigen. Die Zellursprünge liegen in der ganzen oberen Hälfte der Peripherie, von der oberen Grenze des Lateralkernes bis zur gegenüberliegenden medialen Stelle. Sie durchsetzen das Mark in Bogen, die nach aussen schwach concav sind. Zwischen ihnen füllt das Fibrillennetz den ganzen Raum aus, aus ihm sammeln sich die Fasern zunächst mehr horizontal nach hinten. Centralzellen durchsetzen es, namentlich in einem Bogen, dessen Convexität nach aussen und oben sieht, zur inneren Seite der Nerven-

Digitized by Google

wurzel. Die Centralzellen geben ihre Fasern nur in das Netz ab, nicht direct in die Wurzeln. Wo sich die Fibrillen zu Fasern sammeln, gelang es Haller nicht mehr, nach der Verschmelzung noch getrennte Elemente nachzuweisen. Im Allgemeinen sind die äusseren Fasern jedes Nerven aus Zell-, die inneren aus Netzursprüngen entstanden. Ob im weiteren Verlauf Durchflechtung und Kreuzung statt hat, bleibt zweifelhaft. Gelegentlich soll sich ein Fibrillennetz, ohne Zusammenhang mit dem inneren Mark, rings von Faserzügen eingeschlossen, kurz vor der Austrittsstelle der Lateralnervenwurzel einschalten. Bisweilen vereinigen sich zwei Lateralnervenwurzeln unmittelbar nach ihrem Austritte zu einem Lateralnerven.

Fig. 108.



Querschnitt eines Pedalstranges von *Fissurella*. Schema der Ursprungsterritorien der Nerven und Commissuren aus einem Pedalstrange.
..... Lateralnerv.
^v^v paariger Pedalnerv.
—— unterer Pedalnerv.
- - - - - Commissur.
lf Lateralfurche.
n Raum für die inneren Commissuren. Nach Haller.

Die paarigen Fussnerven beziehen ihre Zellursprünge aus einem beschränkteren, dafür aber desto zellenreicheren Gebiete, aus dem Lateralkern und dem angrenzenden Theile des äusseren unteren Umfangs. Die Wurzeltheile, die aus Zellursprüngen hervorgehen, weichen daher viel weniger von der Horizontalen ab als bei den Lateralnerven. Sie verhalten sich insofern ganz verschieden von jenen, als nicht das Stück vor jedem Nerven, sondern hinter ihm für ihre Bildung in Anspruch genommen wird. Daraus erklärt sich ohne Weiteres, dass am Hinterende der Pedalstränge die Ursprünge der Lateralnerven weiter nach hinten reichen als die der paarigen Fussnerven. Zwischen deren Fasern mit Zellursprüngen tritt in der Mitte eine starke Fasermasse aus Netzursprung ein, aus dem Marktheil, der eben den Lateralkern von unten und innen begrenzt. Der Lateralkern, im allgemeinen ebenfalls aus äusseren kleinen, mittleren grossen und inneren kleinen Zellen in üblicher Verbindung aufgebaut, wird von Zeit zu Zeit unterbrochen durch Inseln von Netzwerk, aus dem die Netzursprünge der paarigen Fussnerven hervorgehen.

Die Pedalcommissuren entspringen stets an der Stelle, wo die untere Fläche der Pedalstränge bei Fissurella in die innere umbiegt. Ihre Wurzeln sind theils wieder Zell-, theils Netzursprünge. Die Zellursprünge kommen entweder von der äusseren Rinde ein Stück unterhalb des Lateralkerns, theils aus der des unteren Umfangs, die Netzursprünge aus dem Mark des unteren Abschnittes, das von jenen Rindentheilen umschlossen wird. Die Fasern wechseln nicht streng parallel herüber. Wahrscheinlich gehen die Fasern aus Zellursprüngen des einen Stranges in das Netzwerk des anderen Stranges über und umgekehrt.

Hierzu kommen noch innere Commissuren. Sie entspringen auch noch auf der Aussenseite aus der Rinde unterhalb des Lateralkernes und oberhalb der äusseren Zellursprünge der Pedalcommissuren, so dass

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXVI.

Nervensystem von Rhipidoglossen und Taenioglossen (Architaenioglossen und Vermetus).

Digitized by Google

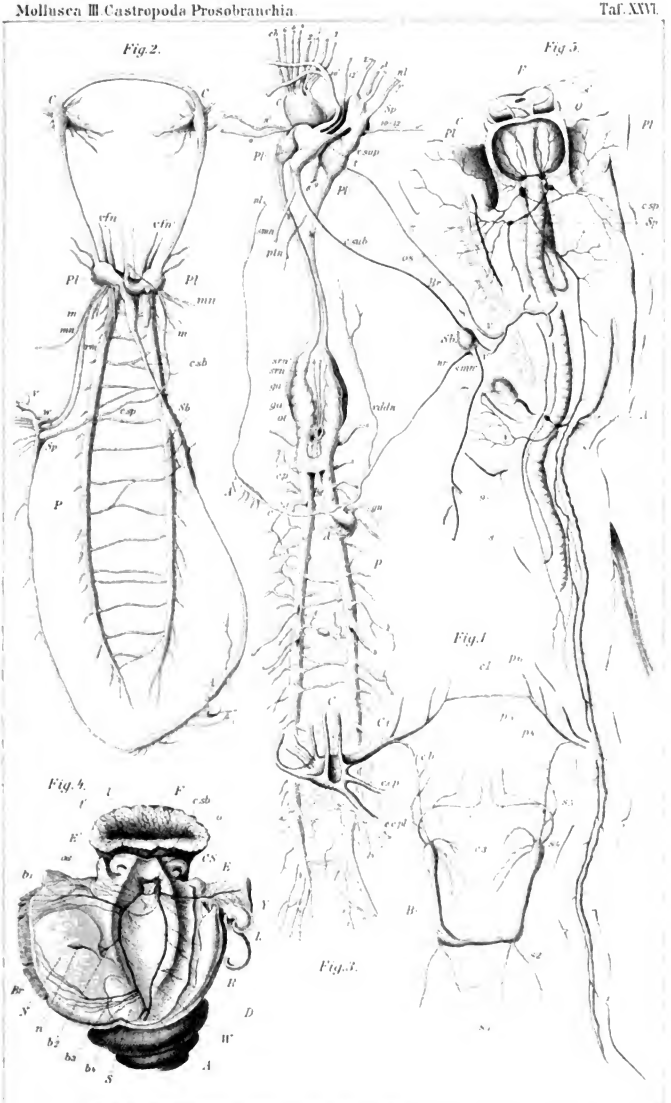
Fig.

1. Cerebral- und Buccalganglien von *Turbo setosus*. Die Cerebralcommissur ist durchschnitten und auseinandergelegt. *C* Cerebralganglien. *C.* Labialvorsprung derselben. *B* Buccalganglien. *cc* Cerebralcommissur. *c.l* Labialcommissur. *c.b* Buccalconnectiv. *c.c.p* Cerebropedalconnectiv. *c.c.pl* Cerebropleuralconnectiv. *p* Schnauzennerven. *op* Augennerv. *s* Buccalnerven. *t* Tentakelnerven.
2. Nervensystem von *Nerita ornata* ohne die Buccalganglien. *C* Cerebralganglien. *A* Abdominalganglion. *P* Pedalstränge. *Pl* Pleuralganglien. *Sb* Sub-, *Sp* Supraintestinalganglion. *w* Ganglion der beiden hinteren linken Mantelnerven. *c.sb* Sub-, *c.sp* Supraintestinalcommissur. *mn* Mantelnerven. *m,rm* Muskelnerven. *vfn* vordere Fussnerven.
3. Nervensystem von *Cypraea testudinaria*. Die linke Visceralcommissur *nl* ist durchschnitten und das Supraintestinalganglion *Sp* nach vorn und rechts umgelegt. *C* Cerebralganglion. *Pl* Pleuralganglien, das linke in einen oberen und einen unteren Theil zerlegt. *t* linke Zygose, zwischen dem linken Pleural- und dem Supraintestinalganglion. *c.sp* Supraintestinalcommissur, gangliös. *P* Pedalstränge. *c.p* Pedalcommissur (vordere Querfaserung). *ot* Otocyste. *srn* Subradularnerven*. *1* Nerv der Buccalmusculatur. *2* Hautrüsselnerv. *4* Rüsselmuskelnerv. *5* Fühlernerv. *6* Augennerv. *7* Kopfhautnerv. *c.b* Buccalconnectiv. *8* und *9* Penisnerv. *10* und *12* rechter äusserer und rechter innerer Mantelnerv vereinigt. *12'* linker hinterer Mantelnerv. *10'* linker vorderer Mantelnerv (Siphonalnerv). *8'* und *9'* linke Nackennerven. *α, β, γ* Kiemennerven. *c sub* Subintestinalcommissur. *smn* erster, *smn'* zweiter Columellarnerv. *ptn* Peritonealnerv. *Sb* Subintestinalganglion. *v* Nerv für die Gegend der Samenrinne beim ♂. *n* rechte Zygose. *nr* rechte Visiceralcommissur. *vddn* hinterer Nerv für die Vorderdarmerweiterung. *A* Abdominalganglien. Aus dem linken Abdominalganglion kommt links der Herzkammernerv, dann fünf Darmnerven, aus dem rechten von links nach rechts drei Nierennerven, der Enddarm- und der Genitalnerv.
4. *Ampullaria zonata* mit dem Nervensystem ausser den Pedalsträngen. *D* Epitaenie. *E* Pseudepipodien. *L* Penis. *J* Penisscheide. *R* Rectum. *S* Pericard. *Br* Kieme. *N* Lungenboden. *n* Lungeneingang. *os* Osphradium. *F* Fuss. *t* Fühler. *l* Schnauzenfühler. *o* Auge. *CS* verschmolzenes rechtes Pleural- und Subintestinalganglion. *Sp* Supraintestinalganglion. *c.sb* Sub-, *c sp* Supraintestinalcommissur. $b_1 - b_4$ Kiemennerven.
5. *Vermetus triqueter*, der Länge nach von oben geöffnet. Das Nervensystem ausser den Pedalganglien. *F* Fuss. *s* Fusstentakel. *O* Fühler. *g* Genitalnerven. *C, Pl, A, Sp, c.sp, Br, os* wie in den vorigen Figuren.

Fig. 1 und 4 nach Bouvier. Fig. 2 und 3 nach Haller. Fig. 5 nach de Lacaze-Duthiers.

* Nach Pelseneer vermuthlich Muskeln.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXVII.

Nervensystem von Naticiden und Calyptraeiden, von Solarium und von Ranella, d. h. von brevicommissuraten Neotaenioglossen, Ptenoglossen und longicommissuraten Neotaenioglossen.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

A Abdominal-, *C* Cerebral-, *Pl* Pleural-, *P* Fuss-, *B* Buccalganglien. *Sb* Sub-, *Sp* Supraintestinalganglion *z* Zygose. *cb* Buccalconnectiv. *pn* Penisnerv. *csb* Sub-, *csp* Supraintestinalcommissur. *ot* Otocyste.

Fig.

1. Nervensystem von *Sigaretus neritoides* L.
2. Dasselbe von links. *a* vorderer, *b* hinterer Abschnitt des Pedalganglions.
3. Schlundring von *Natica lineata* Chemnitz von links.
4. Schlundring von *Crepidula peruviana*. *smn* Spindelmuskelnerv.
5. Schlundring von *Trochita radians*.
6. Schlundring von *Crucibulum sp?*.
7. Schlundring von *Janacus unguiformis*.
8. *Solarium trochleare*, von oben geöffnet. *F* Fuss. *oc* Auge. *t* Fühler. *m* Mantelnerven. *Br* Kieme. *os* Osphradium. *a* Speicheldrüsen, deren hinterer Abschnitt weggenommen ist, um die Ausführgänge *a*, zu zeigen. *m* Buccalmasse. *OE* Oesophagus. *R* Rectum. *n* Niere. *r* Nierenporus.
9. Nervensystem von *Ranella sp?*. *nr, nl* rechte und linke Visceralcommissur. *vddn* Vorderdarmnerv. *smn'* Nerv für den Uterus.

Fig. 1—7 und 9 nach Haller. Fig. 8 nach Bouvier.

Digitized by Google

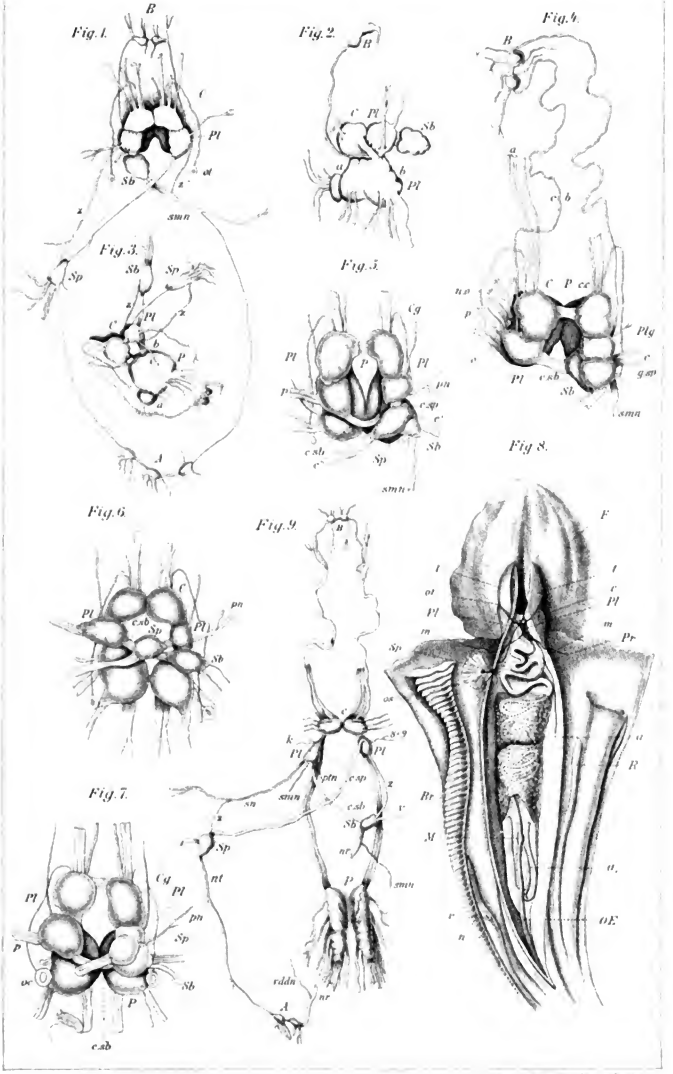


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.

Erklärung von Tafel XXVIII.

Nervensystem von longicommissuraten Neotaenioglossen.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

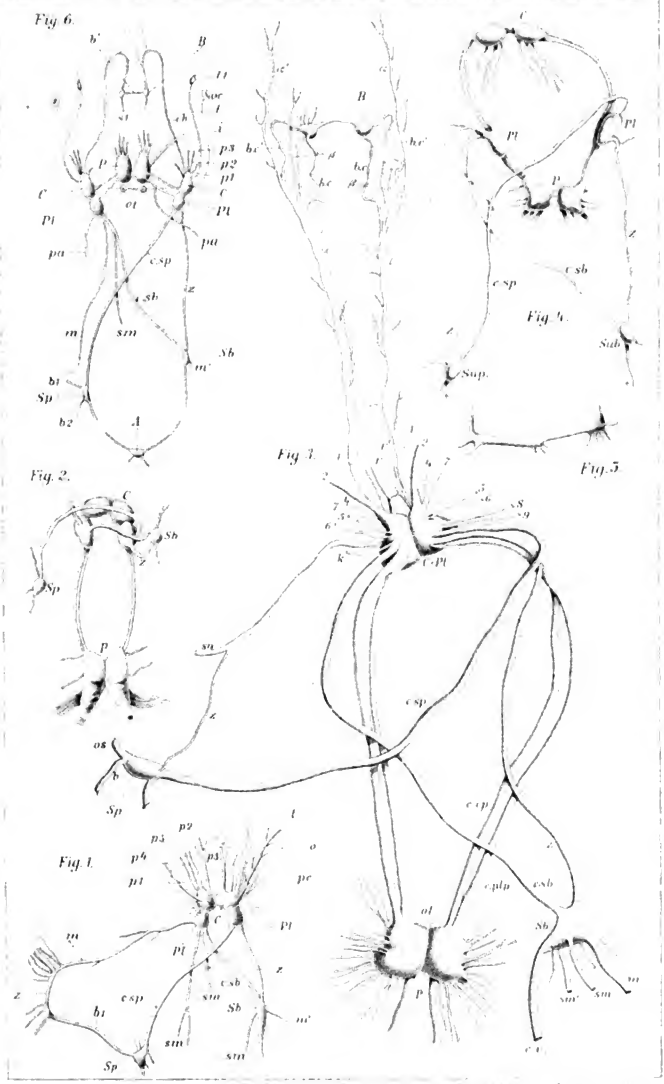
A Abdominal-, *C* Cerebral-, *Pl* Pleural-, *P* Pedal-, *B* Buccalganglien. *Sb* Sub-, *Sp* Supraintestinalganglion. *c.cp* Cerebropedal-, *cpl* Cerebropleural- *c.plp* Pleuropedalconnectiv. *c.b* Buccalconnectiv. *c.sb* Sub-, *c.sp* Supraintestinalcommissur. *z* Zygose. *ot* Otocyste.

Fig.

1. Nervensystem von *Triton variegatus*, ohne Buccal- und Abdominalganglien. *p* Fussnerven. *t* Fühlernerv. *o* Opticus. *pc* Kopfhautnerv. *sm* Spindelmuskelnerven. *m* Mantelnerven.
2. Nervensystem von *Triton scaber* ebenso.
3. Nervensystem von *Dolium galea*, ohne die Abdominalganglien. *1* u. *2* Nerv der Buccalmasse. *4* Rüsselmuskelnerv. *5* Fühler-, *6* Sehnerv. *7* Kopfhautnerv. *8* u. *9* Penisnerven, welchen links nur der Nerv *k* entspricht. *α* Nerven zur Lippengegend. *β* Nerven der Mundhöhlenwand. *sn* Siphonalnerv. *b.c* inneres, *b.c'* äusseres Buccalconnectiv. *b* Kiemennerv. *os* Geruchsnerv. *c.v* Visceralcommissur.
4. Nervensystem von *Chenopus pes pelecani*, ohne Buccal- und Abdominalganglion.
5. Abdominalganglien von *Strombus gigas*.
6. Nervensystem von *Xenophorus Cavalieri* *b'* Buccalcommissur. *t* Fühlernerv und -ganglion. *oc* Opticus. *i* Penisnerv. *s* Speicheldrüsennerv. *m* Mantelnerven. *pa* Parietalnerven. *sm* Spindelmuskelnerv. *b* Kiemennerven.

Fig. 1, 5 und 6 nach Bouvier. Fig. 2—4 nach Haller.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXIX.

Nervensystem von Stenoglossen.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen wie auf vorigen Tafeln.

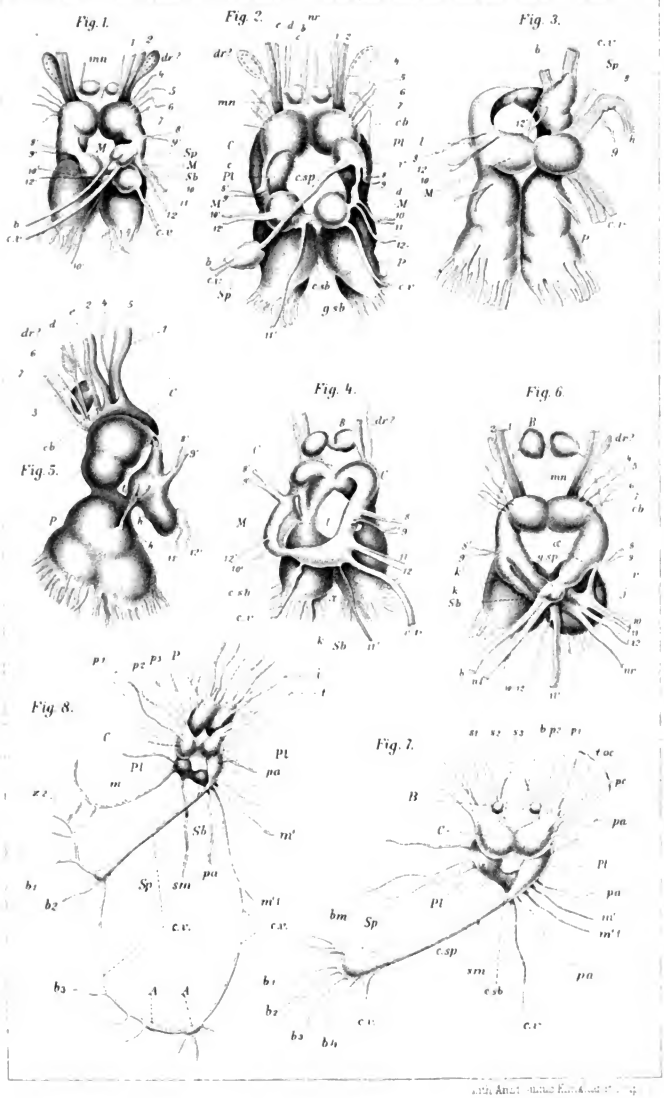
Dazu für Fig. 1—6 *dr* drüsenähnliche Bildung (= Otocyste Haller). *M* Mantelganglion. *cv* Visceralcommissur. *1* Nerv der Buccalmusculatur. *2* Hautrüsselnerv. *4* Rüsselmuskelnerv. *5* Fühlernerv. *6* Opticus. *7* Kopfhautnerv. *8* und *9* Penisnerven (links Hautnerven). *10'* linker unterer Mantelnerv. *11* Spindelmuskelnerven. *12* rechter innerer Mantelnerv. *12'* Siphonalnerv. *b, c, d* Darmnerven. *a* Geschmacksnerv. *h* Hautnerven *mn* unpaarer Darmnerv. *nr* Nerv der Radulascheide.

Fig.

1. Schlundring von *Fusus syracusanus*, von hinten.
2. Schlundring von *Murex trunculus*, von hinten.
3. Schlundring von *Purpura persica*, von hinten.
4. Schlundring von *Concholepas peruviana*, von hinten.
5. Derselbe von links.
6. Schlundring von *Monoceros muricatum*.
7. Schlundring von *Voluta Neptuni*. *bm* Kiemenmantelnerv.
8. Schlundring von *Cancellaria cancellata*.

Fig. 1—6 nach Haller. Fig. 7 und 8 nach Bouvier.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXX.

Nervensystem von Buccinum undatum.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXX.

Nervensystem von Buccinum undatum.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

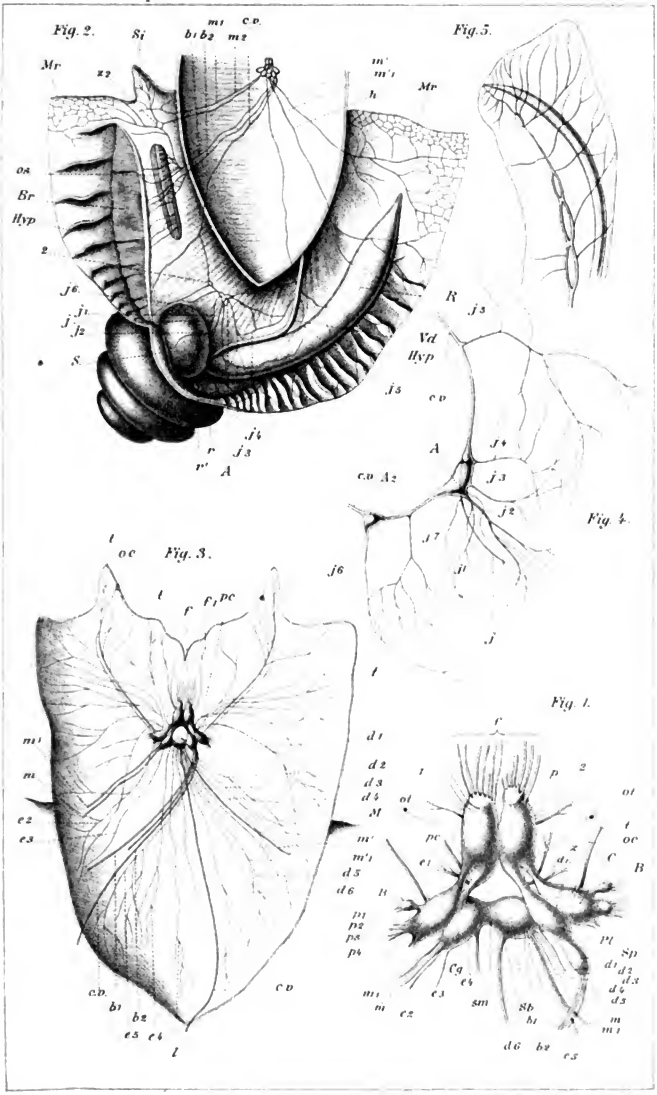
A Abdominal-, *B* Buccal-, *C* Cerebral-, *P* Pedal-, *Pl* Pleuralganglien. *Sb* Sub-, *Sp* Supraintestinalganglion. *c.v* Visceralcommissur. *b* Kiemennerven. *d* rechte, *e* linke Parietalnerven. *f* Fussnerven. *j* Visceralnerven. *m* Mantelnerven. *oc* Auge. *ot* Otocyste. *p* Rüssel- und Lippennerven. *pc* Kopfhautnerv. *Br* Kieme. *Hyp* Hypobranchialdr. *Mr* Mantelrand. *os* Osphradium. *R* Rectum. *Si* Sipho. *Vd* Vas deferens.

Fig.

1. Schlundring.
2. Allgemeine Innervirung.
3. Innervirung der Wände des vorderen Leibeshöhlenabschnittes. Das Thier ist in der Medianlinie geöffnet.
4. Abdominalganglien und -nerven.
5. Der Penis mit seinen Nerven.

Nach Bouvier.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXI.

Nervensystem von Conus. Histologie des Nervensystems.

Digitized by Google

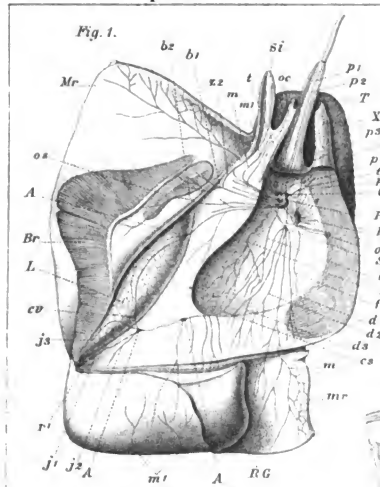
Gemeinsame Bezeichnungen für Fig. 1 und 2 wie Tafel XXX.

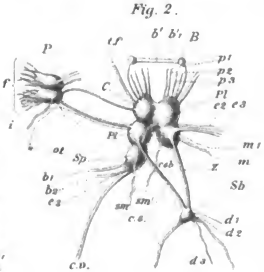
Fig.

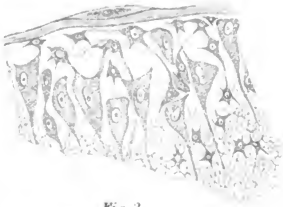
1. *Conus virgo* mit eingezeichnetem Nervensystem. *L* Leber. *T* Rüssel. *X* Schnauze. *RG* Rectogenitalmasse.
2. Schlundring von *Conus virgo*. *b'* Buccalcommissur.
3. Querschnitt durch die Pedalstränge von *Fissurella*, hinter den Pedalganglien. *f.un* Längsfasern des unteren Pedalnerven. *lk* Lateralkern. *n* Längsfasern für den oberen Pedalnerven. *nn* Längsfasern, die sich in die Anschwellungen der Stammconnective begeben. *ik* und *p* Fortsätze der Rindenschicht nach innen. *y* innere Commissuren.
4. Querschnitt durch einen Pedalstrang von *Fissurella*, weiter hinten. *on* oberer, *un* unterer Pedalnerv. *lf* Lateralfurche. *nf* Netzfaserursprung. *zf* Zellfaserursprung. *l* Längsfasern der Wurzel des oberen Nerven.
5. Aus der Rinde des Pleurocerebraltheiles, d. h. des Vorderendes der Pedalstränge von *Turbo*. Histologischer Bau.

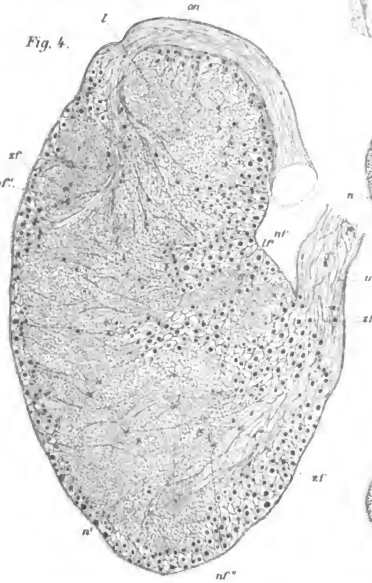
Fig. 1 und 2 nach Bouvier. Fig. 3—5 nach Haller.

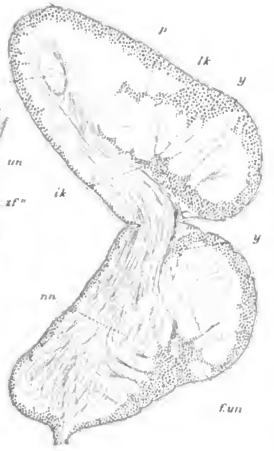
Digitized by Google











Digitized by Google

diese Zellen einander benachbart sind und durch Verbindungsfortsätze anastomosiren. Die inneren Commissuren durchsetzen dann das Mark in einem nach oben concaven Bogen etwas schräg nach oben und gehen in die Rinde des oberen Abschnittes auf der Innenseite über, ohne dass ihre weiteren Verbindungen sich verfolgen liessen.

Die hintere Querfaserung entspricht einer Anzahl verschmolzener Pedalcommissuren. Man sieht viele Längsfaserzüge in sie einbiegen. Sie sind vielfach von Netzwerk durchsetzt.

Die unpaaren Fussnerven entspringen knapp unter den Pedalcommissuren etwas vor oder hinter denselben. Sie liegen mit ihnen in demselben Neurilemm. Die Fasern, die von rechts und links kommen, treten dann unter rechtem Winkel als einheitlicher Nerv ab. Auch die Fasern dieses Nerven haben Netz- und Zellursprünge. Letztere beschränken sich auf den unteren Umfang der Rinde und reichen weder aussen noch innen so hoch hinauf, wie die Zellursprünge der Pedalcommissur.

Wenn sonach die Lateralnerven aus dem oberen Theil, nicht ganz bis zur Mitte, — die paarigen Fussnerven aus dem Lateralkern und dem darunter gelegenen äusseren Theil der Rinde, — die Quercommissur aus der unteren Rinde unterhalb des Lateralkerns bis zur inneren, diesem gegenüberliegenden Theile der Rinde, der unpaare Fussnerv aus dem untersten Theile der Rinde entspringen, jedesmal unter Zurechnung der anstossenden Markabschnitte, so wird ein Theil des Markes und der Rinde, das gerade nach innen vom Lateralkern quer herüberreicht, von keinem der austretenden Faserzüge in Anspruch genommen. Haller vermuthet, dass sich in diesem Theile, in dem die inneren Commissuren auftreten, die Uebertragung der centripetalen Sinnesreize auf die centrifugalen oder motorischen vollzieht.

Wiewohl es wahrscheinlich ist, dass die aus Ganglienzellen entspringenden Nervenfasern motorisch, die aus dem Fibrillennetz hervorgehenden sensitiv sind, fehlt doch dafür der positive Nachweis. Bernard nimmt an, dass die grossen Ganglienzellen motorisch, die kleinen sensitiv sind, während die spinngewebigen Centralzellen eine Art Commutator darstellen.

Der Lateralkern nimmt an Stärke von vorn nach hinten continuirlich ab. Die Rinde ist durchweg am dünnsten im oberen Abschnitt, wo sie meist aus einer Schicht multipolarer Zellen sich aufbaut. Vorn wird sie mächtiger und mehrschichtig; vorher aber setzt sie sich aus einer Schicht grösserer Zellen zusammen.

Vorn in dem Theile, welcher der vorderen Pedalcommissur mit den Pleuropedalcommissuren und den Pleuralganglien entspricht und von Haller mit dem wenig glücklichen Namen „Pleurocerebraltheil" bezeichnet wird, haben wir zunächst die vordere Querfaserung, d. h. die Verschmelzung einer Anzahl von Pedalcommissuren. Sie bilden den obersten Theil da, wo die beiden Pedalstränge in der Mitte zusammen-

Digitized by Google

stossen. Vorn und hinten bestehen sie aus ziemlich dichten quer herüberwechselnden Faserzügen; darunter, so wie in der Mitte, sind die Züge viel mehr gelockert und im Einzelnen schwer auf Kreuzung und Durchflechtung zu verfolgen. Die Wurzeln sind wieder von beiderlei Art, sie reichen bis in das Mark der Pleuralganglien. Ueberdeckt werden sie durchweg von einer dünnen corticalen Zellschicht, die natürlich immer Fasern in die Querzüge abgiebt. Der innere Ganglienzellenbelag der Pedalstränge, viel dicker geschichtet, stösst unter dieser Querfaserung von beiden Seiten her bis zur Verschmelzung zusammen. Eine zungenförmige Masse von diesen Zellen dringt unmittelbar unter der Querfaserung, wenn ich richtig verstehe*), nach vorn in das Netzwerk ein und giebt einen unpaaren medianen Faserzug ab, der zunächst gerade nach unten zieht und dann, noch innerhalb des Pleurocerebraltheiles sich gabelnd, weiter nach vorn streicht oder aber mit dem vorderen Zellbelag in Anastomose tritt. Wo, gerade vor der vorderen Querfaserung, der starke mediale Zellbelag von dem Partner, mit dem er zusammenhing, sich wieder entfernt, verliert das Vorderende des Lateralkerns unter Verstreichen der Lateralfurche allmählich den charakteristischen Querschnitt; es schiebt sich von ihm ein Zellbalken schräg nach vorn in das Mark ein, dessen vorderste Zellen geradezu durch das Mark bis zum medialen Zellbelag hindurchtreten. Er scheint sich auf die untere Hälfte des Querschnitts zu beschränken.

Da das Pleuralganglion nur erst als Andeutung sich aus dem Pleurocerebraltheile abhebt, in Wahrheit aber continuirlich mit Mark und Rinde in die Pedalstränge übergeht, lässt sich von gesonderten Connectiven, namentlich einem Pleuropedalconnectiv nur andeutungsweise reden.

Das Pleurocerebralconnectiv, welches das letztere noch mit umfasst, scheint aus mehreren Wurzeln seine Fasern abzuleiten, deren jede wieder innere Netz- und äussere Zellursprünge hat. Ich glaube, man kann eine mediale obere, eine mediale untere und eine laterale Wurzel unterscheiden. Die mediale obere Wurzel scheint aus dem unpaaren konischen oder zungenförmigen Zellfortsatz unter der Querfaserung (s. o.) zu entspringen. Die mediale untere Wurzel steigt aus den darunter gelegenen Mark- und Rindentheilen auf. Die laterale Wurzel ist bei weitem die stärkste. Sie kommt aus dem hinteren oberen äusseren Umfange des Pleurocerebraltheiles, d. h. aus dem beginnenden Pleuralganglion und seiner Nachbarschaft her. Dabei scheinen verschiedene Faserkreuzungen — regelmässig oder gelegentlich — einzutreten. Der corticale Zellbelag, welcher die Zellursprünge liefert, ist verschieden stark, weiter vorn wird er plötzlich dünn und annähernd einschichtig, dahinter, etwa im angedeuteten Pleuralganglion, ist er dick und mehrschichtig. Die

*) Da Haller vorwiegend einzelne Quer- und Längsschnitte genauer beschreibt, ist es nicht leicht, vom Faserverlauf ein deutliches Bild zu entwerfen. Eine Anzahl sinnentstellender Druckfehler erschwert die Deutung ungemein, am meisten da, wo es sich um Vergleichung mit höheren Formen handelt.

Digitized by Google

Fasern, welche aus dieser dicken Lage entspringen, scheinen einem complicirten Anastomosen-, bez. Associationssystem zu unterliegen. Denn die Ursprungszellen hängen mit dem Nachbarzellencomplex durch zahlreiche Verbindungsfortsätze zusammen, bis dann erst wieder andere Zellfortsätze nach hinten abtreten. Haller meint wohl mit Recht, wenn ich richtig verstehe, dass aus dieser Zellanhäufung mit den manchfachen Umschaltungen bei den höheren Prosobranchien das Pleuralganglion sich differenzirt hat, während die Fasern, welche bei Fissurella ohne die Umschaltung aus einfacheren Zelllagen der benachbarten Theile der pedalen Markstränge kommen, bei den höheren Formen einfach durch das Pleuralganglion hindurchtreten würden. Wir hätten dann, bei den Monotocardien etc., im Pleuropedalconnectiv Fasern, welche erst mit den Zellen des Pleuralganglions sich verbinden, und andere, welche gleich in das Pleurocerebralconnectiv weiter gehen. Mit anderen Worten: Das Pleurocerebralconnectiv des differenzirten Schlundrings hätte eine Wurzel, die direct aus dem Pedalganglion stammt und nur auf dem Wege durch das Pleuralganglion und Pleuropedalconnectiv dahin gelangt und eine andere indirecte, welche ihre Zellursprünge aus dem Pleuralganglion herleitet. Dieses würde durch einen anderen Faserstrang des Pleuropedalconnectivs mit dem Pedalganglion zusammenhängen. Freilich bleibt hier die Schwierigkeit, dass die Wurzel, die ich eben als directe bezeichnete, nichts anderes wäre als ein collaterales Cerebropedalconnectiv, das sich auf Umwegen dem Cerebropleural- und Pleuropedalconnectiv eingefügt hätte.

Unterhalb der Hauptwurzel jedes Pleurocerebralconnectivs soll das Buccalconnectiv entspringen, unter dem ersteren zu den Cerebralganglien verlaufen, durch diese nur hindurch, bez. an ihnen vorbeitreten und so endlich zu den Buccalganglien gelangen.

Das Cerebropedalconnectiv soll aus jener Stelle hauptsächlich sich herleiten, wo der innere Balkenfortsatz des Lateralkerns (s. o.) sich einschiebt und mit der medialen Rinde verbindet. Einzelne seiner Züge kreuzen sich mit der medialen unteren Wurzel des Cerebropleuralconnectivs.

Zu diesen nach aussen abtretenden Nerven und Connectiven kommt auch hier eine Anzahl innerer Commissuren, welche die äussere Rinde des Pleurocerebraltheils mit seiner inneren verbinden. Sie ziehen annähernd parallel, schräg von aussen nach innen und vorn.

Der Subradularnerv, der vorn nach aussen von den in der Mitte zusammenstossenden Otocysten austritt, hat mächtige Wurzeln, welche tief in den Pleurocerebraltheil eingreifen und manchfach von denen des Pleurocerebralconnectivs gekreuzt werden. Die Zellursprünge, rings um den mittleren Netzursprung, greifen weit und nach verschiedenen Richtungen auf die Rinde zurück, nach oben, unten und aussen.

Die Mantelnerven, welche aus dem Pleurocerebraltheile so entspringen, wie die Lateralnerven aus den Pedalsträngen, verhalten sich rechts und links verschieden, der linke hat nur eine Wurzel von Zell-

Digitized by Google

und Netzursprung, ihr entspricht eine starke Vermehrung der corticalen Zellschicht eben an der Abgangsstelle des Nerven. Rechts fehlt diese Zunahme, dafür hat der Nerv zwei Wurzeln, eine senkrechte, welche direkt aus der Umgebung auftaucht, und eine horizontale, welche sich nach hinten erstreckt, ohne dass sie bis zum letzten Ursprunge verfolgt wäre.

So unsicher die Grenzbestimmung der Pleuralganglien ist, so kann man sie doch wohl von da an rechnen, wo ein Stückchen vor dem Vorderende des Lateralkernes und vor dem, von diesem aus hereintretenden Zellbalken ein zweiter, ähnlicher Zellfortsatz von der Aussenseite weit ins Innere sich hereinerstreckt.

Die Gruppirung der Rinde in diesem Pleurocerebraltheile ist etwa die folgende:

Ueber der vorderen Querfaserung ist sie medianwärts dünn, lateralwärts wird sie dick und geht so in die Rinde des Pleuralganglions über. Auch nach vorn wird sie dick, um abermals nach vorn zu wieder abzunehmen unter individuellen Schwankungen. Der Lateralkern, ohne die Lateralfurche, ist vorn stark, entsprechend den mächtigen ersten drei Pedalnerven, deren jeder aus mehreren verschmolzen ist. Die Lateralnerven sind hier schwach entwickelt, der erste am Grunde der Pleuralganglien. Im unteren Umfange ist die Zellschicht sehr dick, auch finden sich hier wohl die grössten Ganglienzellen der *Fissurella* überhaupt. Dazu kommen noch die nach innen hereintretenden Zellbalken (s. o.). — —

Bei *Turbo* und *Haliotis* sind die Pedalstränge schlanker, namentlich ist die Rindenschicht durchweg dünner und zellärmer als bei *Fissurella*, die bereits eine gewisse Concentration aufweist. Vorn reicht die Lateralfurche weiter. Das Buccalconnectiv „tritt merkwürdigerweise primär aus dem oberen Theile der Anschwellung der Commissura pleurocerebralis (dem Pleurocerebralconnectiv) ab und musste somit bei *Fissurella* erst secundär nach unten verschoben worden sein". —

Nerven und Connective verhalten sich in den Cerebralganglien gerade wie in den Pedalsträngen: die Connective gehen mit ihren Randfasern in Zellursprünge, mit den centralen in Netzursprünge über; die Nerven haben ebenso doppelte Wurzeln. Die Zellen sind entsprechend geordnet, doch erreichen die grossen Zellen der Mittellage nur den Umfang der mittelgrossen Ganglienzellen aus dem Pleurocerebraltheile. Die bindegewebigen Fortsätze dringen von aussen weit bis ins Mark ein.

Falsche Neurome.

Haller fand bei *Murex* an verschiedenen Stellen des Nervensystems falsche Neurome, Keulen von der Färbung der Ganglienzellen von verschiedener Grösse, den Nerven einseitig aufsitzend. Die Ursache wurde gelegentlich erkannt, sie bestand in Verletzungen durch Fremdkörper, in einem Falle in einer Polychätennadel. Die Wucherung betrifft nur das Neurilemm. Das Bindegewebe verstärkt sich in verschiedener Weise mit

Digitized by Google

oder ohne fibrillären Zerfall. Die Zellen lagern das Pigment zunächst einseitig ab; nachher findet ein Zerfall statt, wobei Kerne frei werden können. Es bilden sich Cysten mit einer Flüssigkeit, in welcher der Farbstoff schwimmt. Auch dieser hat seine Constitution geändert, denn während das Pigment der Ganglien allmählich von Alkohol verändert, bez. gelöst wird, wird das der Neurome nicht angegriffen. Die Nervenfasern werden nicht alterirt, höchstens durch Druck gequetscht.

Die Nervenenden.

Die sensitiven Enden sind in ihrer Verschiedenheit bei den Sinneswerkzeugen abgehandelt. Für die motorischen liegen Angaben von Garnault am Samenleiter von *Cyclostoma* vor. Die Nerven bilden ein Geflecht unter dem Epithel, das in die Musculatur eindringt. Die gröbsten Zweige liegen subepithelial, die feinsten intramuscular. Unter manchfachen Anastomosen treten sie an die Muskelfaser heran, auf (in?) welcher sie ihre letzten feinsten Fibrillenenden ausstrahlen lassen, so zwar, dass eine Nervenfaser mehrere Muskelfasern mit ihren Endfibrillen versorgt und dieselbe Muskelfaser von mehreren Nervenfasern versorgt wird. Von allerlei Varicositäten erlaubte die Goldfärbung nicht zu entscheiden, ob es Faseranschwellungen oder Kerne waren.

Nachtrag.

Ueber das Auge der Heteropoden.

Bevor ich das Nervensystem und die Sinneswerkzeuge verlasse, möchte ich den Hinweis auf eine inzwischen erschienene Arbeit von R. Hesse einschalten.*) Ihr Vorzug liegt in der breiten Grundlage, welche möglichst verschiedene Formen berücksichtigt, in der Benutzung lebenden Materiales bei modernster Technik und in der Erweiterung der physiologischen Auffassung.

Seine Untersuchungen erstrecken sich auf *Oxygurus Keraudrenii, Carinaria mediterranea* und *Pterotrachea coronata* und *mutica*. *Oxygurus* hat relativ das grösste Auge, von 1,142 mm Länge und halb so grossem Linsendurchmesser bei 18—20 mm Körperlänge. Auf die Formunterschiede lasse ich mich nicht näher ein, wesentlich ist, dass die Cornea den Theil einer Kugel darstellt, während das pigmentirte Mittelstück nach hinten, nach dem Kiel der Retina zu, sich abflacht. Die Cornea scheint sich bei *Oxygurus* an ihrem Hinterende mit Faltenbildung über die Pigmenthaut hinwegzulegen. Bei den anderen ist der Uebergang glatt. Ein praelenticulärer Raum zwischen Cornea und Linse scheint überall vorzukommen, erfüllt von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit. Doch fand sich nicht bei allen Formen entsprechendes Gerinnsel.

*) R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. 68. 1900. S. 379—477. 8 T. Darin Heteropodenaugen: S. 415—456.

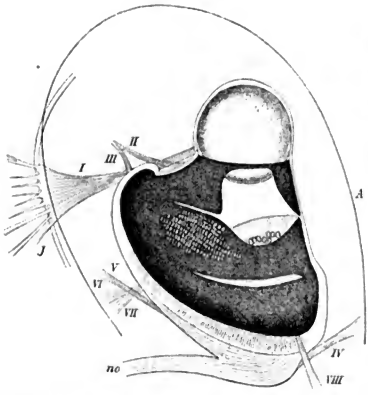
Digitized by Google

Die Zellen der Pigmenthaut sind im Allgemeinen vorn am höchsten und nehmen nach hinten an Länge ab. Nur ganz hinten werden sie wieder länger. Die Länge hängt wohl mit ihrer Aufgabe zusammen, die Glaskörper abzuscheiden. Da er, entsprechend dem Querdurchmesser des Auges, vorn am massigsten ist, drängen sich hier die secernirenden Zellen am meisten, unter entsprechender Verlängerung. Dass die hintersten an der Grenze der Retina wieder besonders verlängert werden, erklärt sich daraus, dass ihnen, neben den spindelförmigen Limitanszellen der Retina, die Abscheidung der Limitans obliegt (vergl. oben S. 341 ff.). Andere Verlängerungen sind durch die Fensterbildung bedingt.

Die Pigmentzellen, welche der Cornea zunächst liegen, haben den Farbstoff nur an der distalen, dem Emplem zugewandten Seite. Je mehr nach dem Kiel zu, um so pigmentreicher werden sie, bis sie schliesslich auch unterhalb des stets frei bleibenden Kernes gefärbt erscheinen.

Oxygurus hat eine ununterbrochene Pigmenthaut ohne alle Fensterbildung. Die Fenster von *Atlanta s. o. Carinaria* hat ein grosses Fenster auf der Dorsalseite, wobei zu bemerken ist, dass die Augen mit der Kielaxe, also der grössten Augenbreite, gerade horizontal liegen. Zwei Fenster zeichnen die Pterotracheen aus, die Form des dorsalen von *Pt. mutica* zeigt Fig. 110, das ventrale ist mehr dreieckig. Auf der dorsalen Seite liegt aber noch ein schmales Fenster nach dem Kiele zu. Dieses letztere kommt auch *Pt. coronata* zu, als einzige Ergänzung, die in dieser Hinsicht zu Grenacher's Angaben zu machen ist. Augen mit zwei Fenstern werden mehr oder weniger schräg zur Medianebene des Körpers geneigt getragen. Wesentlich ist nun die Thatsache, dass da, wo Fenster vorkommen, jedesmal die gegenüberliegende pigmentirte Wand siebartig durchbrochen erscheint (Fig. 109). Die hellen Puncte können verschiedenartige Muster bilden, in parallelen Reihen und dergleichen.

Fig. 109.



Rechtes Auge von *Pterotrachea mutica*, von der dorsalen Seite gesehen, in seiner Kapsel, mit den sich ansetzenden Muskeln, die durch römische Zahlen bezeichnet sind (vergl. den Text).

Nach R. Hesse.

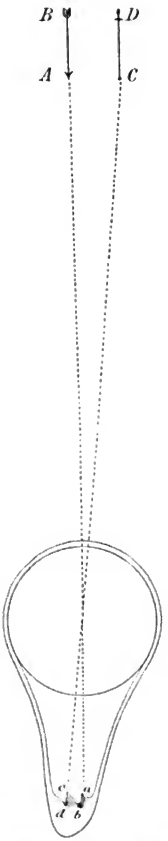
Die Retina hat man wohl jetzt als eine Anzahl paralleler Zellreihen anzusehen, die, in der Richtung des Kieles, sich in einer hinteren Rinne

Digitized by Google

der Pigmenthaut eingeschoben, bez. aus dem allgemeinen Epithel herausgebildet haben. Der Ausdruck „eingeschoben" beruht auf der Thatsache, dass bisweilen zwischen Reihen noch ein trennender Raum gewöhnlichen Pigmentepithels bestehen bleibt. Die Anzahl ist verschieden, bei *Oxygurus* sind es drei, bei *Carinaria* nur zwei, wozu aber aussen noch eine dritte und vierte kommt. Bei den Pterotracheen steigt die Zahl auf 5 und 6. Die Retinazellen reichten wohl ursprünglich nur bis zur Grenzmembran, die eine Fortsetzung der feinen Cuticula des benachbarten Augenepithels darstellt. Dann sind ihre Enden darüber hinausgewachsen zu den Stäbchensockeln, die sich umbiegen und ihre distalen Plättchenansätze zu stäbchenartigen Säulen lagern, deren Axe zur Längsaxe des Auges parallel geht (s. o.). Die Umbiegung erfolgt bald von den dorsalen und ventralen Reihen der Retinazellen einander zugekehrt, bald nur nach einer Seite (*Carinaria*). In Bezug auf die Plättchen weicht nun Hesse wesentlich von Grenacher ab. Er fasst sie als Stiftchen, bez. als Enden von ebenso zahlreichen, die Zelle durchziehenden Nervenfibrillen, die zunächst mit einander zu Plättchen verschmelzen. Jede Zelle hat einen Satz solcher Plättchen, der zwar mit den benachbarten sich zu einer Säule oder einem Stäbchen gruppirt, ohne jedoch seine Individualität aufzugeben. Am klarsten wird der Beweis bei der kleineren der eingeschalteten Gruppen von *Carinaria* (s. o.), wo jede Zelle noch die einzelnen Stiftchen deutlich erkennen lässt.

Hierauf gründet nun Hesse seine eigenartige, jedenfalls ebenso geistreiche als plausible Theorie des Sehens. Entsprechend Figur 110 werden bloss die Gegenstände wahrgenommen, deren umgekehrte Bilder gerade in die Plättchensätze fallen, also der Pfeil *AB* und das Floret *CD*; diese werden aber in ihren hintereinander liegenden Theilen gleichzeitig scharf percipirt, weil die Bilder in hintereinander liegende Plättchensätze verschiedener Sockel oder Retinazellen fallen; eine Accommodation ist also unnöthig. Was das Gesichtsfeld damit an Tiefe gewinnt, verliert es an Breite, denn es bildet nicht eine zur Cornea concentrische Kugelschale, sondern eine Anzahl darauf senkrecht oder radiär stehender Ebenen und zwar so vieler, als Zellreihen die

Fig. 110.



Längsschnitt durch das Auge von *Carinaria mediterranea*. Pfeil *AB* u. Floret *CD* mit ihren Bildern *ab* und *cd*. *A* Aussen-, *I* Innenseite. Nach R. Hesse.

Digitized by Google

Retina aufbauen. Diese wunderliche Beschränkung wird wettgemacht durch die hohe Beweglichkeit des Augapfels (s. u.), welche gewissermaassen den ganzen Raum in kurzer Zeit mit den Augen abzutasten erlaubt.

Ausser den Sehzellen hat die Retina noch die erwähnten Limitanszellen. Auch wird sie von Bindegeweben durchzogen, von den Cirkelfasern nach Grenacher, wobei man sich die Anordnung ähnlich zu denken hat als etwa beim Sinnesepithel eines Schneckenfühlers, wo auch die Sinneszellen vielfach in das subepithelcale Gewebe hineinrücken.

Eine besondere Beachtung verdienen die verschiedenen Zellen, welche der Pigmenthaut eingelagert sind. Am spärlichsten bei *Oxygurus*, steigern sie sich am meisten bei *Pterotrachea coronata*. Man kann wohl vier Arten unterscheiden, die alle nervöser Natur sind:

1) unipolare Nervenzellen,
2) multipolare Nervenzellen,
3) Nebensehzellen,
4) Costalzellen.

Die ersten beiden kommen überall vor, wenn auch bei *Oxygurus* am wenigsten. Sie sind reicher nach dem Augengrunde zu, doch in wechselnder Vertheilung. Als Ganglienzellen der Netzhaut können sie nicht aufgefasst werden, da die Fasern der Retinazellen unmittelbar dem Opticus zustreben. Sie sind daher wohl Sinneszellen, die irgendwelche Beziehung zum Licht haben. Diese wird ziemlich sicher bei den Nebensehzellen. Sie fehlen wieder bei *Oxygurus*, sind am regelmässigsten den Fenstern gegenüber angebracht, wo sie die siebartige Durchbrechung bedingen, kommen aber auch namentlich nach der Retina zu diffus vor. Ihr Basaltheil ist weit und bauchig und erzeugt eben die scheinbare Pigmentlücke, daraus erhebt sich ein schmaler Zapfen gegen das Emplem über die Pigmentfläche. Er ist stets gut abgeschlossen und zeigt in verschiedener Weise einen Stiftchenbesatz. Die Bedeutung dieser Nebensehzellen wird am klarsten bei *Carinaria* mit ihrem einen dorsalen Fenster. Da das Thier auf dem Rücken schwimmt, dient das Fenster zum Absuchen der darunter liegenden Wassertheile nach Beute. Das Licht fällt durch das Fenster auf die Nebensehzellen.

Etwas schwieriger wird die Deutung bei den Costalzellen, die nur bei *Pterotrachea coronata* vorkommen, jenen Zellen, die einen hellen Secretballen enthalten (XXIV, 10). Doch hält Hesse auch sie für Licht percipirend und vergleicht sie mit den Retinazellen der Salpen, bei denen Göppert einen ähnlichen Körper entdeckte und als Phaeosphäre bezeichnete.

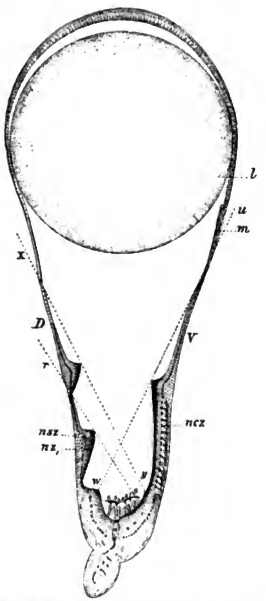
Mit den Fenstern hängt wohl die Verlängerung der Pigmentzellen an ihren Rändern zusammen. Sie mögen auch als Stützbalken einen mechanischen Werth haben, doch lehrt Figur 111 ohne Weiteres, dass sie die durch Fenster hereindringenden Strahlen von der Retina abhalten und nur dem vorn durch die Linse einfallenden Lichte den Zutritt gewähren.

Digitized by Google

Noch sei der Muskeln gedacht, die Hesse bei *Pterotrachea mutica* verfolgt hat (Figur 109). Am constantesten ist I, der Vorwärtszieher nach Leuckart, vom inneren Cornearande verbreitert nach der Medianebne, mit zahlreichen Einzelfäden in die Gallerte einstrahlend. Ein zweiter viel kleinerer Muskel setzt sich im vorderen Drittel der inneren Seitenkanten an (II) und verläuft nach innen und vorn, ein dritter (III) von der Hinterkante nach vorn, der „zweite Vorwärtszieher" Leuckart's. Bei *Carinaria* finden sich auf der Aussenseite zu I und II Antagonisten. An der hinteren Kante zunächst IV, von der hinteren äusseren Ecke nach aussen und vorn, wird mit I gleichsinnig eine Drehung des Auges bewirken. Entgegengesetzt wirkt V, von der Mitte der Hinterkante nach innen. Dazu nach VI und VII, bei anderen zahlreichere, nach hinten. Endlich auf der dorsalen Seite ein Rückwärtszieher (VIII) nach hinten gerichtet. Wahrscheinlich ist die Aufzählung noch nicht vollständig.

Bei *Pterotrachea coronata* kamen in der Wand des Bulbus feine Muskelfasern vor mit schlankem Kern, an den Enden verästelt, senkrecht zur Längsaxe. Stärkere Muskelzüge ziehen am äusseren Rande des Auges und in seiner Nachbarschaft auf der Dorsal- und Ventralseite vom Rande der Cornea in der Längsrichtung bis zum vorderen Rande der Fenster (Fig. 111 *m*). Haben sie Beziehung zur Accommodation, die doch überflüssig erschien?

Fig. 111.



Längsschnitt durch das Auge von *Pterotrachea coranta*. 1, 2, 3, 4, 5, 6 die Durchschnitte durch die sechs Reihen vor Stäbchensockeln. *D* dorsal. *V* ventral. *l* Linse. *m* Muskeln, die am ventralen Rande der Cornea liegen, aber eigentlich weiter nach der äusseren Kante, als dass sie in diesen Schnitt fallen könnten. *ncz* Costalzellen. *nsz* Nebenschzellen. *nz*, unipolare Ganglienzellen. Die Linien *uw*, *rs* und *xy* geben die Lage derjenigen durch die Fenster einfallenden Lichtstrahlen an, die der Retina am nächsten kommen.

Nach R. Hesse.

Digitized by Google

VI. Die Verdauungsorgane.

Eine Anzahl neuerer Arbeiten*) erlauben vom Tractus ein allgemeines, allerdings an viel Stellen noch hypothetisches Bild zu entwerfen. Ich bemerke dabei, dass ich von Amaudrut's verschiedenen Abhandlungen mich im Wesentlichen auf die zusammenfassende Hauptarbeit beschränke.

a. Allgemeines.

Der Darmcanal der Prosobranchien zeigt in seinen einzelnen Abschnitten ausserordentlich wechselnde Verhältnisse. Am Vorderende Schnauze oder Rüssel, letzterer wieder mit den verschiedensten Specialbildungen, die Kiefer, der Pharynx oder Bulbus mit den Buccal- oder Speicheldrüsen, die in Zahl, Form und Mündung variiren, mit der Radula, die noch am meisten gesetzmässige Umwandlungen zeigt, bis zum gelegentlichen Schwunde, — sodann der Oesophagus, bald mit drüsigen Seitentheilen der Schlundtaschen, bald mit einer kropfartigen Anschwellung, bald mit einem unpaaren Anhange an der Unterseite, der die verschiedensten Drüsenformen annehmen kann, im Inneren bald, bei grosser Länge, mit lauter feinen Längsfalten und -leisten, bald, bei gedrängter Kürze oder an einzelnen erweiterten Stellen, mit einzelnen besonders hervorragenden Längswülsten, — der Magen mit der Mitteldarmdrüse oder Leber, bisweilen mit einem geraden oder spiralig aufgerollten Cöcum, — der Dünndarm von ganz ausserordentlich schwankenden Dimensionen, — endlich das kurze Rectum, gelegentlich bei Schmarotzern fehlend, hier und da mit einer Analdrüse: das alles giebt ein abwechslungsreiches Bild.

Der Versuch, den Wechsel in der Morphologie auf ein Schema zurückzuführen, wird wesentlich erschwert durch die Durchkreuzung der morphologischen einfachen Reihe und der biologischen Anpassung. Wenn man, von mancherlei einzelnen Seitenwegen abgesehen, die allmähliche Herausbildung des Vorderendes zum Rüssel mit immer stärkeren Raubthier-

*) Amaudrut, A., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. In: Ann. sc. nat. (8) 7. 1898. pag. 1—291. 10 Pl.

Bouvier, L., et Fischer, H., Étude monographique des Pleurotomaires actuels. In: Arch. de zool. exp. et gén. (3) 6. 1898. pag. 115—180. 4 Pl. Journ. de conchyl. 47. 1899. pag. 78—151. 4 Pl.

Dautzenberg, Ph., et Fischer, H., Description d'un mollusque nouveau *(Bathysciadium conicum)*; et Pelseneer. Note sur l'organisation du genre *Bathysciadium*. In: Bull. soc. zool. France 24. 1899. pag 207—211. 4 Fig.

Pelseneer, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les mollusques archaïques. In: Mém. cour. Acad. r. de Belgique 57. 1899. pag. 1—112 24 Taf.

Randles, W. B., On the Anatomy of *Turritella communis* Risso. In: Proc. malac. Soc. 4. 1900. pag. 56—65. 1 Pl.

Woodward, M. F., Anatomy of *Voluta ancilla, Neptuneopsis Gilchristi* and *Volutilithes abyssicola*. In: Proc. malac. soc. London 4. 1900. pag. 117—125. 1 Pl. — Dazu Lang's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. II. Auflage, Mollusken von Hescheler.

Einige andere Arbeiten s. u.

Digitized by Google

gelüsten zu einer leidlichen Erklärung benutzen kann, dann hat man von den einfachsten Dictocardien als Pflanzenfressern systematisch auszugehen. Diese aber zeigen gerade in Bezug auf Complication und Länge des Tractus Extravaganzen, die wenig zur primitiven Stellung passen wollen. Man müsste in Bezug auf das Vorderende geradezu eine progressive, in Bezug auf den ganzen Darm selbst eine regressive Umbildung annehmen.

Diesem Dilemma entgeht man durch die naheliegende Annahme, dass die Entwickelung nicht mit herbivoren Formen als ursprünglichen zu rechnen hat, sondern mit Fleischfressern. Und zwar stehen dann unter den Amphineueren die Aplacophoren zur Verfügung, nicht aber die Chitoniden. Wenn jene in ihrem Ectoderm die mannichfachsten Anpassungen durchmachten, die sie von der Urform abgelenkt haben, so sind sie doch carnivor geblieben, sei es, dass Rhizopoden aus dem Sand gelesen, sei es dass Hydrozoen oder Korallen als Beute gewählt werden; in jedem Falle hat ihr Tractus intestinalis eine lapidare Einfachheit bewahrt, wovon nur die Chaetodermen in der Leberanlage, die corallophagen Neomeniiden in der Ausgestaltung der Speicheldrüsen zur Bewältigung der nesselbewehrten Beute eine gewisse Sonderung zeigen. Umgekehrt haben bereits die Chitoniden, ebenso die docoglossen Diotocardien und die niederen Rhipidoglossen ihren Darm auf das allerschroffste verändert durch den Uebergang zur Herbivorie, und zwar im Speciellen zu der halb sessilen Lebensweise in der Litoralregion, wobei die Nahrung durch das intensive Abweiden des kümmerlichen Felsenüberzuges von Diatomeen und anderen niederen Pflanzen, wohl meist stockbildenden niederen Thieren gewonnen wurde. Die magere Nahrung bedingte eine ungemeine Verlängerung namentlich des Dünndarms, wodurch das ursprüngliche Bild trotz vieler Alterthümlichkeit im Einzelnen auf das Stärkste getrübt und verwischt wurde.

Danach hat man von einem einfachen Darm auszugehen, nämlich von einem Pharynx mit den Speicheldrüsen, einem ganz kurzen Oesophagus (eigentlich nur einer cardiaartigen Verengerung), einem langen geraden und weiten Mitteldarm und einem kurzen und ebenso geraden Rectum. Der Mitteldarm ist charakterisirt durch die Gliederung des Querschnittes. Ein oberes und unteres Medianfeld ist bewimpert und besorgt die Weiterleitung der Nahrung, die beiden Seiten dagegen sind drüsig erweitert und übernehmen die Verdauung, die Lösung und Resorption der Nahrung, die Chylification.

Hieraus leitet sich der Gastropodendarm ab durch folgende Vorgänge:

1. Die Leitfelder werden zu Leitungsrinnen, indem ihre Ränder sich zu Längswülsten erheben und frei in das Darmlumen vorspringen, oben zwei und unten zwei. Dadurch werden die drüsigen Seitentaschen etwas mehr abgegrenzt als eine Art Drüsenkrause oder Jabot. Für die obere Leitrinne wird gelegentlich die Bezeichnung Raphe oder Typhlosolis gebraucht.

2. Die Drüsenkrause erleidet Unterbrechungen, zieht sich also zu mehr

Digitized by Google

localisirten Drüsen zusammen. Der vorderste Abschnitt bildet weit vorn jederseits eine sogenannte Schlundtasche (Zuckerdrüse), der letzte Abschnitt wird jederseits zu einer Mitteldarmdrüse oder Leber. Vielleicht gehen Theile der Krause in die gleich zu erwähnenden unteren unpaaren Ausstülpungen ein. Die Lagebeziehung der vorderen Schlundtaschen aber verlangt die Beschränkung des Schlundes oder Oesophagus auf einen ganz kurzen Darmabschnitt unmittelbar hinter dem Pharynx; der Haupttheil des gewöhnlich als Oesophagus bezeichneten Tractus ist bereits dem Mitteldarm zuzurechnen, im Einklange mit den meisten Angaben der Ontogenie, bei der nur ein ganz kurzer Schlundtheil, ein vorn eingestülptes Ectoderm oder Stomodaeum geliefert wird.

3. Die untere Leitrinne ist weniger beständig als die obere. In vielen Fällen finden in ihr Ausstülpungen statt, als Kropf, Giftdrüsen, Vorderdarmdrüse u. dergl. In den meisten Fällen bleibt es unentschieden, inwiefern diese unpaaren unteren Säcke und Schläuche ursprünglich unpaar oder durch nachträgliche Verschmelzung aus paarigen Anlagen, d. h. Theilen der Drüsenkrause, hervorgegangen sind. Die Entscheidung muss bei der Histologie und Ontogenie gesucht werden.

4. Theils durch Dehnung, theils in Folge veränderter Nahrung (bei Pflanzenfressern) werden Darmabschnitte von verschiedener Länge eingeschaltet, welche die charakteristische innere Gliederung in Leitungsrinnen und Drüsenkrause verlieren. Sie kommen sowohl vor dem Magen mit den Mitteldarmdrüsen vor, wo sie meist auf Dehnung durch den retrahirten Rüssel zurückzuführen sind und (mit Unrecht) als Oesophagus bezeichnet werden, theils hinter dem Magen, wo sie zu der Herausbildung des Dünndarms Veranlassung geben. Der Dünndarm ist also ein zwischen Magen und Rectum interpolirtes Stück, bei dem man zweifeln kann, ob man es dem ursprünglichen Mittel- oder Enddarm zuzurechnen habe. Für die erstere Alternative spricht die Kürze des Proctodäums, d. h. die geringe Einstülpung des Ectoderms in der Entwickelung.

5. Die Beurtheilung aller dieser Vorgänge wird erschwert durch die Torsion. Diese ergreift nicht nur die Mantelorgane, sondern, entsprechend der Verlängerung der Parietalcommissuren, auch den Vorderkörper und den Darm. Sie verschiebt die Theile, die in ihr Bereich fallen, aus der Medianebene, die unpaaren unteren Ausstülpungen, bisweilen auch, je nach seiner Lage, den Pharynx nach rechts, die oberen Leitwülste aber nach links, so gut wie die Speicheldrüsen. Alle Theile, welche vor den Cerebralganglien liegen, vor allem alle Rüsselbildungen, werden davon nicht berührt und bleiben symmetrisch.

Wir haben also auch hier hinter dem Pharynx einen kurzen geraden Oesophagus, dann einen kurzen geraden Enddarm.

Die Klarstellung wird, wie gesagt, im Wesentlichen dadurch beeinträchtigt, dass die Vorderkiemer gerade in Bezug auf die Ernährung nichts weniger darstellen, als eine gleichmässig fortlaufende Reihe. Wenn die Vorfahren carnivor waren, so erfuhren gerade die ältesten Gastro-

Digitized by Google

poden, die Diotocardien, in der Litoralzone als träge Felsenbewohner die maximale Verlängerung unter allen Prosobranchien. Die höheren Formen sind meist Fleischfresser. Aber es bleibt fraglich, ob man sie als Rückschlagsformen aufzufassen habe in Bezug auf die Nahrung, d. h. ob ihr kurzer Darm sich erst wieder durch nachträgliche Verkürzung erklärt oder ob eine Vorfahrengruppe mit relativ kurzem Darm ausgefallen ist, d. h. ob die palaeozoischen Diotocardien etwa ein blos mittellanges Intestinum besassen, so dass die recenten Diotocardien in der einen Richtung weiter gegangen wären und ihren Darm verlängerten, alle höheren Formen aber in anderer Richtung an die ältesten anknüpften. In Bezug auf den Dünndarm können die recenten Diotocardien und Monotocardien keinesfalls aus einander abgeleitet werden. Anders ist es mit der drüsigen Ausstattung des Vorderdarms, in dieser sind die Diotocardien durchweg auf älterer Stufe stehen geblieben, so gut wie in der Entwicklung der Schnauze zum Rüssel, in Pharynx und Radula. Die Beziehungen gehen vielleicht in keinem Organsystem so discontinuirlich durcheinander, wie beim Verdauungsorgan.

Diese Bemerkungen, zum guten Theil hypothetischer Natur, mussten vorausgeschickt werden, um die Aussicht auf eine glatte Darstellung von vornherein abzuschneiden.

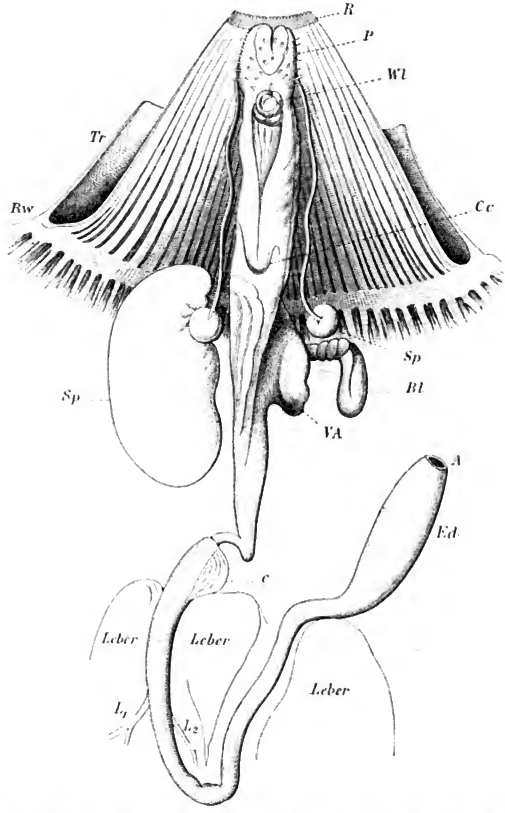
b. Rüsselbildung.

Zu der Darstellung, die oben (S. 128—130) gegeben wurde, kommt jetzt die Vervollständigung durch Amaudrut, so dass weiter nichts übrig bleibt, als die Sache nochmals aufzunehmen, zumal jetzt auch die inneren Verhältnisse mehr Berücksichtigung finden können, als nur die äusseren Umrisse. Die oben gegebene Eintheilung kann bestehen bleiben. Um die Bildung des Rüssels aus der einfachen Schnauze abzuleiten, unterscheidet Amaudrut eine terminale Verlängerung vor den Fühlern von einer intercalären hinter ihnen, die er wieder in eine posttentaculäre und eine dorsale trennt. Die lezteren Verlängerungen bewirken den schlanken Vorderkörper von *Strombus* u. a. Der Rüssel hat eine regelmässige äussere Ring- und innere Längsmuskulatur in der Haut. Erstere ist vorn, letztere hinten am stärksten. So bleiben die Verhältnisse bei den Diotocardien und den Formen mit rüsselartiger Schnauze, *Strombus, Rostellaria*. Allmählich entsteht Einstülpbarkeit durch Loslösung der Längsmuskeln aus der Haut. Bei den acrembolischen Rüsseln von *Cypraea* und *Natica* treten ein Paar obere Retractoren erst wulstförmig aus der Haut heraus, ein Paar untere lösen sich frei los, sie entspringen oben am Spindelmuskel und gehen durch den Schlundring. Ihre Fasern biegen vorn nach der Haut ab, sodass die innersten am weitesten nach vorn reichen. Wenn die Muskeln ihre Stellung behalten, aber die Schnauze sich terminal verlängert, entsteht der pleurembolische Rüssel der Muriciden und Purpuriden, ohne dauernde Rüsselscheide. Die Retractorbündel wirken nicht gleichzeitig, sondern die inneren vorderen

Digitized by Google

zuerst und am stärksten, während die äusseren sich am wenigsten betheiligen. Dadurch verfallen die äusseren Bündel allmählich der Atrophie, die inneren aber nehmen zu und greifen mit ihren Vorderenden immer weiter nach der Rüsselspitze zu. Dadurch wird ein Theil der Wand vor

Fig. 112.

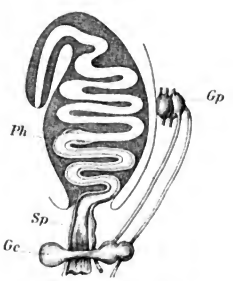


Rüssel und Darm von *Dolium* von oben. *A* After. *Bl* Blindsack am Vorderdarm. *c* vordere untere Magenaussackung. *Cc* dorsale Ausstülpung des Vorderdarms. *Ed* Enddarm. L_1 L_2 Lebergänge. *P* Parieto-oesophageale Muskeln. *R* Rhynchostom. *Rw* Ringwulst. *Sp* Speicheldrüse, von der rechten ist der sackförmige Theil weggeschnitten. *Tr* Trocart. *VA* unpaare untere Vorderarmaussackung. *Wl* dorsaler Wulst des Vorderarms.
Frei combinirt nach Amaudrut, Haller, Keferstein und Panceri.

Digitized by Google

den Fühlern frei; er heftet sich, eingestülpt, an die äussere Wand, und es entsteht die bleibende Rüsselscheide, die Amaudrut als „Trocart" bezeichnet. An ihrer Spitze stehen die Fühler. Die intercaläre Verlängerung folgt jetzt der terminalen, weil sonst der retrahirte Rüssel in der Leibeshöhle keinen Platz mehr finden würde. Bei *Dolium* (Fig. 112) liegt in der gemeinsamen Basis von Trocart und Rüssel ein derber musculöser Ringwulst, von dem nach vorn die Muskeln der Rüsselwand, nach hinten die der Leibwand entspringen. *Dolium*, *Cassis*, *Cassidaria*, die höheren Taenioglossen also, unterscheiden sich von *Murex* und *Buccinum* noch wesentlich dadurch, dass der Bulbus oder Pharynx vor, bei *Buccinum* aber während der Einstülpung weit hinter dem Schlundring liegt. Bei den ersteren geht der Oesophagus in gerader Linie nach hinten, bei *Buccinum* biegt er sich erst in weiter Schlinge unter dem retrahirten Rüssel nach vorn. Bei *Pyrula* (Fig. 113) ist die permanente Rüsselscheide ziemlich kurz, dagegen wird die freie als breiter Sack zurückgezogen; darin liegt ein dicker kugeliger Rüssel mit dünnem conischen Ende; in ihm beschreibt der lange Vorderdarm eine starke Schlangenlinie mit dem Bulbus etwa in der Mitte seiner Länge. Bei *Conus* erstreckt sich die feste Rüsselscheide oft noch ein Stück vor die Tentakel. Dieses Stück des Trocarts ist durch helle Färbung und Drüsenreichthum ausgezeichnet. Der Rüssel selbst im Innern ist spitz, oft mit einem hervorragenden Zahn (XXXIX, 5, 6). Die bewegliche Rüsselscheide faltet sich bisweilen noch einmal fernrohrartig ein. Das Vorderende des Trocarts wird manchmal eine Strecke weit eingekrämpelt. Das führt über zu *Terebra*, bei der dieses Vorderstück sehr lang wird und ganz nach innen eingestülpt werden kann, als ein Rohr, das mit dem Hinterende frei in den Raum der Rüsselscheide, das Rhynchodäum Oswald, hineinragt und den Rüssel umschliesst, hinten bald mit einem kreisförmigen Umriss, bald mit einer oberen Längsspalte. So wird die Angabe Bouvier's, wonach dieses Rohr in die Leibeshöhle münden sollte, corrigirt in derselben Weise, wie ich's oben (S. 128) gedeutet habe. Von den untersuchten Arten hatte die eine einen echten Rüssel, dessen Wand wie gewöhnlich dicker war als die bewegliche Rüsselscheide, bei der anderen dagegen war die Rüsselhaut ebenso dünn wie die Scheide und von ihr nicht zu unterscheiden; sie umschliesst einen cylindrischen Vorderdarm, das Buccalrohr (s. u.). Bei Volutilithes hat die äussere Rüsselscheide oder der Trocart nach Woodward oben und unten eine mediane Längsspalte. Die Ausstülpung des Rüssels erfolgt theils

Fi. 113.

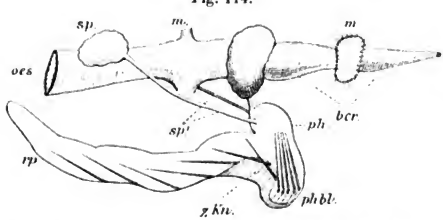


Rüssel von *Pyrula*. *Gc* Cerebralganglien. *Gp* Pedalganglien. *Ph* Pharynx. *Sp* Speichelgänge. Nach Amaudrut.

Digitized by Google

durch Blutdruck, theils, wie die Verhältnisse von *Terebra* erweisen, durch die successive Contraction der Ringmusculatur von der Wurzel aus. Für die Einstülpung werden theils die Längsmuskelbündel in der Haut, theils die Retractoren in Anspruch genommen. Letztere sollen selbst da genügen, wo sich ihre Vorderenden im retrahirten Zustande auf den Bulbus zurückschlagen, und zwar soll das dadurch zu Stande kommen, dass sich zuerst die längsten inneren Bündel contrahiren und dann nach Erschlaffung die äusseren. Bei *Pyrula, Conus* und *Terebra* bleibt das Hinterende des Rüssels, bezw. der Rüsselscheide, immer an derselben Stelle, und der Oesophagus zieht von hier gerade nach hinten, ohne Schlinge. Das wird erreicht bei *Pyrula* theils durch die vordere Einstülpung des Rüssels, welche den Bulbus weit ins Innere verlegt, theils durch die Schlängelung des Rüsseldarms. Bei *Conus* und *Terebra* (XXXIX, 5, 6) kommt hier theils die erwähnte fernrohrartige Falte der Rüsselscheide in Betracht, theils eine Ringelung und oft noch eine Zickzackschlängelung des Buccalrohres im Rüssel. Bei *Conus arenatus* hat das retrahirte, bezw. contrahirte Buccalrohr das Aussehen eines Ringelwurmes, welches von der Ringmusculatur herrührt. Die aussen aufliegende Längsmuskulatur hat sich dagegen in eine Menge von einzelnen Bündeln aufgelöst, welche sich aussen an die Innenseite der Rüsselwand anheften, ihre Aussenenden liegen weiter vorn als die Innenenden, sie dienen als Protractoren und gleichen die Ringelung des Buccalrohrs aus. Sie entsprechen zahlreichen, wenn auch weniger regelmässigen Muskelbündeln, welche in ähnlicher Weise bei den meisten Rüsseln von der Rüsselwand nach innen verlaufen. Die Retractoren setzen sich mit mehreren Bündeln an den Rüssel und an die Scheide an, doch so, dass sie die fernrohrartige Ringfalte frei lassen. Nach Bergh haben sich die Muskeln, die das Buccalrohr bei *Conus* mit der Rüsselwand verbinden, auf einzelne Stellen concentrirt (Fig. 114).

Fig. 114.



Mundwerkzeuge von *Conus*. *bcr* Buccalrohr. *m* Muskeln. *oes* Oesophagus. *ph* Pharynx. *phbl* Pharynxblindsack. *rp* Radulapapille. *sp* Speicheldrüsen. *sp*^{1} Speichelgänge. *zkn* Zungenknorpel. Die Giftdrüse ist weggelassen. Frei nach Bergh.

Die Rüsselmusculatur, die sich somit aus der Körperwand ableitet, unterliegt vermuthlich noch mancherlei Modificationen. So beschreibt Bouvier (1361) bei Solarium drei lange Muskelbänder, welche mit der Bewegung des sehr langen Rüssels zu thun haben. Sie kommen an

Digitized by Google

der Vereinigungsstelle der Speichelgänge (s. u.) zusammen. Das eine Band setzt sich am Oesophagus an, wo er ins Gewinde übertritt, die andern beiden entspringen aus der Körperwand gleich hinter dem Munde. Ueber die Homologie ist zunächst nichts zu sagen.

Genauere Angaben über die Rüssel-Structur der Rhachiglossen macht Oswald (1452):

Die Rüsselscheide ist pigmentlos. Trocart und Rüssel haben ein hohes Cylinderepithel mit Cuticula aussen und dünner Basalmembran innen, darunter eine scheinbar hyaline, aus parallelen Lamellen aufgebaute Mucosa, dann die äussere Ring- und die innere Längsmusculatur. Dieselben Muskelschichten, doch dünner, hat die bewegliche Rüsselscheide. In der Rüsselscheide schieben sich zwischen beide noch schräg gekreuzte Fasern in zwei Lagen, sie können in die Längsfasern übergehen. An der Rüsselspitze kommt es zu einer Sphincterbildung. Zwischen den Schichten kommen noch dazu die dem Darm entstammenden parieto-oesophagealen Muskeln, sowie im Trocart die parieto-vaginalen (s. S. 128). Die Rüsselwand hat einzellige Drüsen, die subcutan liegen und ihr Secret ins Rhynchodaeum ergiessen, gewöhnliche Schleimdrüsen also. Sie sind in der dünnen Rüsselscheide durch Becherzellen ersetzt. Der Drüsenbesatz wird besonders reich an der Spitze des Rüssels, so dass man von einer Lippendrüse reden kann. Ihr Secret erleichtert das Auseinanderweichen der Rhynchostomränder und das Durchtreten des Rüssels. Im Rhynchodaeum fand Oswald eine gelbe Schmiere, die aus langen, äusserst zugespitzten Zellen mit gelbem Inhalt bestand. Ihre Herkunft ist völlig dunkel.

e. Mundhöhle und Kiefer.

Man kann oft vor der Buccalhöhle noch eine besondere äussere Mundhöhle unterscheiden, ein Vestibulum, wie es Amaudrut nennt. Es wird namentlich dann deutlich, wenn noch keine Rüsselbildung eingetreten ist. Dann reicht es vom Aussenmund bis zu den Kiefern. Besonders deutlich ist ein solcher, oft von einem verdickten Rande oder von Falten und Wülsten umgebenen Aussenmund bei den Docoglossen, bei den Lamellariiden. Der conisch-cylindrische Rüssel von *Velutina* besteht aus dem cylindrischen Buccaltheil und einem conischen Ansatz, der den Vestibulum entspricht. Bei *Cancellaria* dagegen gehört die äusserlich ähnliche Rüsselspitze der Buccalhöhle an, der Theil zwischen Kiefer und Zungenspitze ist zu einem Buccalrohr verlängert. *Conus*, bei dem die Kiefer verschwunden sind, hat ein sehr langes Buccalrohr; an der Wurzel des Rüssels hat es eine doppelte Anschwellung, beide mit starken Ringmuskeln, ja die hintere, in welche der Giftdrüsengang mündet, hat eine besondere Ringmuskellage eingeschaltet. Sie gehört ihrer Structur nach bereits zum Oesophagus. Der vorderen Anschwellung liegt rechts seitlich, durch die Torsion verschoben, der eigentliche Bulbus oder Pharynx an (Fig. 114). In einem solchen Falle ist es unmöglich, scharf zwischen

Digitized by Google

Vestibulum und Buccalhöhle zu unterscheiden. Bei den Patellen umgekehrt kann man noch innerhalb der Mundhöhle von seitlichen Lippenverdickungen reden, welche die lateralen Kiefertheile verdecken. Wenn der Aussenmund meist ein einfacher Porus ist, hat der Innenmund bei ihnen die Gestalt eines Ankers, oben vom Kiefer gebildet, unten von den Hinterlippen, so nach Willcox bei *Acmaea*. Alle diese Verhältnisse wechseln sehr in secundärer Abhängigkeit von der Rüssel- und Kieferbildung.

Der Kiefer.

Der Kiefer, meist rechts und links angelegt, als paariges Organ, ist weiter nichts als die mehr oder weniger scharf umschriebene locale Verdickung der cuticularen Mundhöhlenauskleidung, die namentlich im oberen Umfange kräftig ist, unten dagegen mehr verschwindet und den Geschmacksknospen Platz macht, wo sie vorkommen. Dabei sondern die entsprechenden Epithelzellen, jede für sich, ein cuticulares Säulchen oder Stäbchen ab, das oft noch durch Schichtung die Periodicität der Entstehung bezeugt. Die Stäbchen, aussen von der allgemeinen Cuticula überzogen (Dybowski), legen sich zu einem zierlichen Mosaik zusammen, dessen einzelne Steinchen meist rhombischen Querschnitt und Umriss haben.

Abweichungen kommen in verschiedener Richtung zu Stande. Im Allgemeinen ist die Kieferanlage am besten bei den Diotocardien ausgebildet. Hier dehnen viele Rhipidoglossen die Kiefer nach oben hin bis zur gegenseitigen Berührung und fast gelenkigen Verbindung in der Mittellinie aus, wobei sich noch besondere Stücke des allgemeinen Kiefereareals durch locale Verdickung herausheben können. Die Bildung nach der oberen Medianebene geht am weitesten bei den Docoglossen, bei denen die beiden seitlichen Organe zu einem einzigen, nunmehr quer gelagerten complicirten Kiefer verschmelzen, an dem jede Spur der paarigen Entstehung verdeckt ist. Eine andere Richtung schlagen die Janthinen ein, bei denen die Kiefer als seitliche Platten sich mächtig nach hinten ausdehnen und ihre Ränder frei in die Mundhöhle vorschieben, als Schutzplatten für diese Höhle, welche die Radula von beiden Seiten umfassen und vermuthlich ebenso gegen die eigenen Zähne, wie gegen das Nesselgift der massenhaft verschlungenen Medusen und Siphonophoren dienen (s. u.). In Fällen solcher Weiterbildung sind die Stäbchen völlig mit einander verschmolzen, so dass die Mosaikzeichnung verschwindet. In den höheren Gruppen mit Rüsselbildung treten die Kiefer bis zu völligem Schwunde zurück. Aber auch in niederen sind sie vielfach ausgefallen.

Es fehlt bis jetzt noch an einer übersichtlichen Bearbeitung des Kiefers. Man muss viele Einzelangaben zusammensuchen. Die älteren hat Troschel bez. Thiele zusammengestellt und ergänzt. Sonst sind etwa zu berücksichtigen Thiele (1392), Sars (705), Schackow (475).

Digitized by Google

Wilcox, Dybowski, Gibson (1400), Amaudrut, Bergh (1068, 1070, 1335, 1336), Boutan (1353), Vayssière (1488 ff.).

Danach dürfte sich etwa folgende Uebersicht ergeben:

Vorkommen der Kiefer.

Kiefer finden sich bei allen Docoglossen. Unter den Rhipidoglossen fehlen sie vielfach, und zwar sprungweise bei Gattungen aus den verschiedenen Familien der Azygobranchien, während die den Docoglossen immer ähnlicher werdenden Zygobranchien sie durchweg zu besitzen scheinen. Rhipidoglosse Genera ohne Kiefer sind wohl in der Hauptsache die folgenden: *Amyxa*, *Leptothyra*, *Pachypoma*, *Chrysostoma*, *Polydonta*, *Clanculus*, *Monodonta*, *Omphalius*, *Ozystele*, *Diloma*, *Elenchus*, *Scutellina*, *Titiscania*, *Cocculina*. Dabei mag es bei näherer Untersuchung mancher von diesen Gattungen, die so ganz zwischen kiefertragende eingeschaltet sind, noch häufig genug zur Entdeckung schwächerer Platten kommen. Die Heliciniden sind ganz kieferlos, so gut wie die Neritiden.

Unter den Taenioglossen sind die Kiefer am gleichmässigsten verbreitet, doch giebt es auch hier Ausnahmen, so die Cyclostomaceen, während die Cyclotaceen und Pomatias Kiefer tragen. Bei den Cyclostomaceen hängt der Kieferverlust besonders deutlich mit der Ausbildung einer Mundscheibe zusammen. Unter den echten Cypraeen werden die Kiefer bisweilen rudimentär, auch bei *Pedicularia*, nicht dagegen bei *Trivia* und *Ovula* Auch *Tiphobia* ist kieferlos nach Moore.

Die Heteropoden sind durchweg kieferlos, ebenso die Toxoglossen. Die Rhachiglossen haben nur in seltenen Fällen, bei einigen Murexarten, noch Kieferrudimente, ebenso bei *Purpura sertum*. Bei Buccinum sind sie durch eine ringsumlaufende Cuticularverdickung noch angedeutet.

Dass der Parasitismus die Kiefer rückbildet, ist wohl selbstverständlich, doch fehlen besondere Angaben.

Formen des Kiefers (Fig. 115).

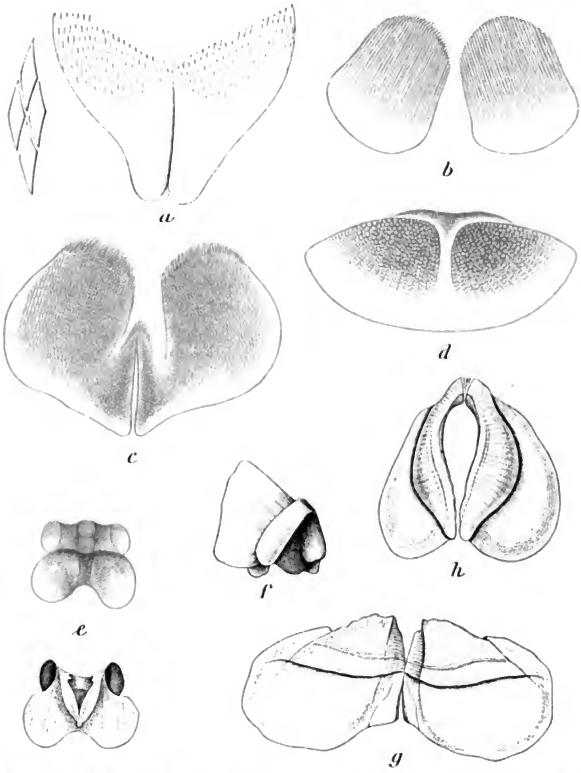
Im Allgemeinen liegt jederseits in der Mundhöhle ein Feld, in welchem die Zellen längere Conchin-(Chitin-?)Stäbchen absondern, so zwar, dass diese Stäbchen von hinten nach vorn an Länge zunehmen und in regelrechter Reihe geordnet sind. Die Reihen gehen streng parallel von oben schräg nach vorn und unten. So kommt es, dass jeder Kiefer nach hinten immer blasser wird und allmählich in die allgemeine Cuticula ausklingt. Vorn zu den Seiten des Mundes, wo die Stäbchen am längsten sind, brechen die Reihen plötzlich ab. Hier ist wegen ihrer Schrägrichtung der Kiefer am höchsten und nimmt einen mehr oder weniger grossen Theil des seitlichen Mundumfanges ein. Zudem hat er hier einen sägeartig gezähnten Rand, dessen einzelne Zähne um so stärker hervorspringen, je länger die einzelnen Stäbchen sind und je mehr sie dachziegelartig über einander weggreifen. Bisweilen allerdings beschränken sich die Stäbchenbildungen fast nur auf den unteren und

Digitized by Google

vorderen Rand, freilich wohl blos bei kleinen Formen und entsprechend zarteren Kiefern; so bilden die Stäbchen bei *Rissoa* nur mehrere Reihen, die nicht von dem oberen Rande ausgehen, sondern den unteren parallel laufen. Aehnlich bei *Jeffreysia*, wo die langen Prismen der Ordnung beinahe entbehren.

Auch solche einfach paarigen Kiefer sind nun bei den verschiedenen Formen, denen sie zukommen, insofern nicht immer streng homolog, als das Feld, das sie einnehmen, zwar in Bezug auf die Längsaxe immer

Fig. 115.



Kiefer von *a Acme*, daneben vier einzelne Prismen im Querschnitt. *b Emarginula*. *c Trochus zizyphinus*. *d Solariella (Machaeroplax)*. *e Patella*. *f Propilidium*. *g Marsenia*. *h Chelyonotus* von vorn.
Nach Bergh, Dall, Friele, Gibson, Schacko.

Digitized by Google

dieselbe Lage im Munde einnehmen, nicht aber in der Queraxe. Der obere Rand nämlich steht in wechselnder Entfernung von der oberen Medianlinie. In manchen Fällen fällt er mit dieser Linie zusammen, dann entstehen Kiefer, die nach Art der Muschelschalen in der Mittellinie zusammenstossen. So zeichnet sie etwa Schacko von *Acme* (Fig. 115), und das Beispiel mag als charakteristisch gelten für eine gleichmässig rhombische Felderung.

Meistens bleiben die oberen Kieferränder ein Stück von der Mittellinie entfernt. Die Unterschiede, die dann vorkommen, beziehen sich theils auf die Grösse der Kieferfelder, theils auf den Querschnitt, die Stärke und Länge der einzelnen Stäbchen. Bei den Paludinen z. B. sind es kleine Schüppchen von bald polygonalem, bald sechseckigem Umriss, ähnlich bei *Bythinia*, *Ancylotus* u. v. a. Bei den Alaten sind es vorn hohe Säulchen, die sich dachziegelig decken, bei *Cassis* werden die vordersten besonders hart und dick mit einem nagelartig verdickten Ende. Bei *Scalaria* sehen die Vorderränder beinahe borstig aus. Bei *Hipponyx* sind die Stäbchen fein und lang, so dass der Kiefer sammetartig erscheint. So hat auch unter den Rhipidoglossen *Livona* ausserordentlich feine Elemente und *Astralium* am Vorderrande lange fadenförmige Stäbchen, ähnlich *Emarginula*.

Bei *Natica* und *Dolium* verschmelzen die Stäbchen zu einer mehr homogenen Platte.

Kiefer, die zunächst lateral liegen, können miteinander verbunden werden dadurch, dass die Cuticula der Munddecke zwischen ihnen sich verstärkt und in verschiedenem Umfange abgliedert, so dass ein einheitlicher sattelartiger Kiefer entsteht, wobei das Verbindungsstück zunächst noch structurlos erscheint. Verschiedenheiten entstehen einerseits durch die Form des Verbindungsstücks, andererseits durch Uebergreifen neuer cuticularer Stäbchenabsonderung auf dasselbe oder durch locale mehr homogene Verdickung desselben.

Bei den Arten von *Ampullaria* stossen die Kiefer entweder in der Mittellinie zusammen, oder sie liegen seitlich, sind aber oben durch eine structurlose Membran verbunden.

Bei *Fissurella* und *Macroschisma* greift der schwächer struirte Theil, der bei allen Fissurelliden die Kiefer median verbindet, rings über diese hinaus. Bei vielen Diotocardien beschränkt sich die verbindende Brücke auf die Hinterhälfte, die Kiefer selbst reichen bis nahe an die Medianlinie; somit entsteht ein Sattel, der von vornher einen medianen Spalt hat, in einfacher Form bei *Margaritella*. Dann ist zumeist der Hinterrand nach hinten convex. Dabei kann jeder Kiefer einen medianen oberen Lappen abgliedern, der vom eigentlichen Kiefer durch einen weiten spaltförmigen Einschnitt rechts wie links von vornher abgegliedert ist, dabei aber dieselbe Structur hat wie der Kiefer selbst, z. B. *Zizyphinus*.

Sehr eigenthümlich ist der Kiefer von *Solariella* (*Machaeroplax*), hinten halbkreisförmig convex, vorn mit einem Mittelstück, das sich

Digitized by Google

zwischen die beiden verwachsenen Kiefer schiebt und vorn als Schneide quer ausbreitet. Diese Form findet sich an systematisch weit entfernter Stelle wieder bei *Struthiolaria*.

Hier lässt sich wohl am besten der Kiefer der Docoglossen anreihen, mit mehrfachen Unterschieden allerdings. Der Hinterrand ist nicht convex, sondern concav ausgeschnitten, und es entstehen zwei grosse seitliche Hinterflügel. Wichtiger aber noch ist das Vorderstück: der Rand hat sich hier nach oben geschlagen, wie ein aufgekrämpelter Rockärmel. In die Falte hinein dringt von hinten her natürlich Bindegewebe und Epithel und, wenn Wegmann richtig interpretirt hat, Knorpel. Die Umschlagsstelle ist der vordere schneidende Rand, seitlich herabgebogen, halbmondförmig über die Mundöffnung. Die Seitentheile sind von den seitlichen Lippen zum Theil verdeckt, ja die Enden scheinen geradezu von beiden Seiten im Gewebe zu stecken, so gut wie sich an die Flügel Muskeln auch von der Innenseite her ansetzen sollen. Dieser Kiefer, der mit einem Cephalopodenkiefer die meiste Aehnlichkeit hat, würde vermuthlich bei genauerer Untersuchung seiner Entstehung eine grössere Abweichung von den übrigen Kiefern darstellen, als nach dem Umriss allein den Anschein hat.

Bemerkt sei, dass die Kiefer der alterthümlichsten Gattung *Pleurotomaria* getrennt, dünn, wenig sculpturirt und jedenfalls mässig actionsfähig sind (Fig. 115a).

Nach Gibson könnte man dem Oberkiefer von *Patella* eine Art Unterkiefer gegenüberstellen, wenn der Autor auch nicht den Namen gebraucht hat. Wie der Oberkiefer einen Schutz des Munddaches gegen die Radula bildet, so hat auch der Boden des Mundes vor der Radula eine verdickte Cuticularplatte, die nach den Seiten verdünnt ausklingt. Ihr Querschnitt in der Mitte hat einen gesägten Rand, die Zähnelung entspricht Längsfurchen, die von den Radulazähnen erzeugt werden.

Wie im Docoglossenkiefer die Verschmelzung der cuticularen Zellsecrete so weit gegangen ist, dass die Prismenstructur nicht mehr zu erkennen ist, vielmehr die Periodicität der Abweichung nur durch dunklere Querlinien, parallel den Umrissen, in den dickeren Theilen hervortritt, so sind unter den paarigen Kiefern auch bisweilen ähnliche Verschmelzungen und Zeichnungen wahrzunehmen. Ja die Kiefer von *Natica* und den Lamellariiden haben etwas Aehnliches, wie die vordere umgeschlagene Schneide, nur oben nicht in der Mitte, sondern an jedem Kiefer für sich. Bei *Natica* stossen beide Kiefer in der Mitte oben zusammen, in der vorderen Hälfte ist die Lamelle doppelt, die äussere ist etwa bis zur Mitte nach aussen umgeschlagen, wo dann die Muskeln sich ansetzen.*) Aehnlich ist es bei den Lamellariiden, wo nach Bergh's verschiedenen Arbeiten ein Paar grosse Kiefer, nach hinten wie gewöhn-

*) Troschel's Beschreibung (199, S. 172) ist hier unklar; man müsste nach ihm annehmen, dass die Lamelle für den Muskelbesatz auf der Innenseite läge.

Digitized by Google

lich verdünnt, oben zusammenstossen und mit ihren vorderen Schneiden fast die ganze Mundöffnung bis unten hin auf beiden Seiten einrahmen. Der äussere Umschlag erstreckt sich fast bis auf die Mitte nach aussen und hinten, wo er mit einem scharfen Falz endet; die beiden Lamellen der Schneide liegen so dicht an einander, dass nur eben das secernirende Epithel von dem Falz her zwischen sie eindringt. Im Einzelnen besteht innerhalb dieser absonderlichen Familie viele Mannigfaltigkeit.

Die Kiefer von *Janthina* stellen zwei grosse ovale Platten dar, welche die Seiten des Mundes einnehmen. Und bei manchen Arten scheint vorn noch Prismenstructur sichtbar. Zumeist sind sie vollkommen homogen und, was auffällt, in ganzer Ausdehnung von gleichmässiger Dicke. Noch auffälliger ist, dass ihre Ränder nicht, wie sonst, in der Fläche der Mundhöhle liegen, sondern frei in dieselbe vorspringen, wobei natürlich die überstehenden Theile auf der Aussenseite von entsprechenden Fortsätzen oder Falten der Mundhaut überzogen werden. Ebenso ist es merkwürdig, dass diese Kiefer aussen zuerst vom Epithel, weiter aber von einer Knorpelplatte, aus einer einschichtigen Lage grosser Knorpelzellen, überlagert werden (XXXII, 11).

Endlich ist noch einer Merkwürdigkeit von *Scalaria* zu gedenken, welche Troschel nach einer Angabe Fritz Müller's mitgetheilt und die inzwischen eine Bestätigung durch G. Sars gefunden hat. Hier stehen vor den Kiefern zwei starke spitze Dornen, auf jeder Seite einer, jeder etwa von der Grösse des Kiefers. Man kann sie Mundspiesse nennen (XXXII, 6).

Chemische Zusammensetzung des Kiefers.

Wiewohl es an einer sicheren Analyse fehlt, so ist doch so viel klar, dass die einzelnen Cuticularsubstanzen, aus denen der Kiefer sich aufbaut, sowohl untereinander abweichen, als auch, wenigstens zum Theil, vom Conchin und Chitin verschieden sein müssen. Thiele giebt an, dass durch Alkalien die Stäbchen der Prismen aufgelöst werden, während die homogene Cuticularmembran unverändert bleibt.

d. Der Pharynx.

Das Schema des Pharynx oder Bulbus ist einfach. Man kann ihn als die ventrale Erweiterung des vordersten Schlundtheiles ansehen, vielleicht als den alleinigen Vertreter des ectodermalen Schlundes. Nimmt man ihn als Anfang des Darmrohrs, so ist er eben durch die ventrale Erweiterung entstanden. Die Erweiterung greift als Tasche nach hinten aus. Meist sieht man den Pharynx als einen Cylinder oder Conus an, in den der Oesophagus von oben und hinten her einmündet. Unmittelbar unter der Einmündung liegt als mediane Ausstülpung die Radulascheide, in dem so gebildeten Winkel finden sich die Buccalganglien. Der Boden wird von den Zungenknorpeln eingenommen, über den die

Digitized by Google

Raspel sich hinwegzieht, um an einer vorderen unteren Wurzel zu enden. Neben dem Schlund münden in die Pharynxdecke die an Zahl wechselnden Speicheldrüsen, oft in besondere längliche dorsale Aussackungen der Wand des Schlundkopfes. Hinten ist zu beiden Seiten der Radula die Pharynxwand erweitert, was Plate als Hinterbacken bezeichnet. In ihnen enden die Zungenknorpel, die nach vorn convergiren.

Die Abweichungen beziehen sich theils auf die Grösse, theils auf die Form. Anfangs, bei den Diotocardien, die zugleich den massigsten Schlundkopf haben, läuft die Radulascheide mit dem Vorderdarm fast parallel. Dann wird der Winkel zwischen beiden immer mehr vergrössert, so dass der Schlund schräg von oben einzumünden scheint, wie bei den meisten Taenioglossen.

Besonders schlank und meist auch klein wird der Schlundkopf bei den Proboscidiferen; und da bilden sich die verschiedensten Verhältnisse heraus je nach seiner Lage im Rüssel. Bald liegt er am Vorderrande, so dass er wenigstens im ausgestreckten Organ an die Spitze tritt, bald liegt er weit entfernt von der Spitze als kleine Anschwellung, wie etwa bei *Pyrula* und *Solarium*. Hier ist es, so viel ich sehe, durchaus noch nicht durch die Beobachtung durchweg festgestellt, wiewohl anzunehmen, dass die Ausstülpung des Rüssels genügt, um den Pharynx und die Radula an die Spitze vorzutreiben. Mit Sicherheit bleibt er von der Rüsselspitze entfernt bei den Toxoglossen. Denn hier ist er, wie oben erwähnt, als ein knieförmig (Conus) oder halbkreisförmig gebogenes Organ nach rechts zur Seite abgelenkt; der Rüssel wird dann von einem inneren Rohr durchsetzt, das nicht mehr Verlängerung des Pharynx, sondern als die des Vorderdarms erscheint und von Amaudrut als Mund- oder Buccalrohr bezeichnet wird (Fig. 114). Es muss als Neuerwerbung betrachtet werden. Bei Terebraarten kann dann unter Verkümmerung der Radula der Schlundkopf vollkommen atrophisch werden und zu einer ganz kleinen Aussackung des Vorderdarms zusammenschrumpfen. Bei den Coralliophiliden scheint er ganz zu fehlen.

Die Schmarotzer verhalten sich wechselnd. Mit dem Verlust der Radula verbindet sich eine verschiedene Umbildung der Pharynx (XVII). Bei *Thyca* ist er ein kurzes, musculöses Saugwerkzeug, welches das Seesternblut einpumpt. *Stilifer* und *Mucronalia* haben ihn ganz eingebüsst. Dafür ist ein langer Rüssel entstanden, welchem die Complicationen der retractilen Rüssel fehlen; er erscheint als einfach verlängertes, in den Wirth eingesenktes Mundrohr, bei einer zweifelhaften *Mucronalia* am distalen Ende mit kolbig geschwellten Wandungen, welche einen weiten Blutraum einschliessen. Bei *Entocolax* und *Entoconcha* ist weder vom Pharynx noch vom Rüssel die Rede, sondern blos von einem Stück geraden, bald blind geschlossenen Vorderdarmes, der als Leberdarm bezeichnet werden kann.

Digitized by Google

1. Die Radula.

Bekanntlich bildet die Radula noch immer die beste Grundlage für die natürliche Eintheilung der Vorderkiemer. Sie muss indess mit Vorsicht benutzt werden, da namentlich im Falle der Vereinfachung mancherlei Convergenzen eintreten können. Auch kann die Raspel unter verschiedenen Umständen wieder verloren werden, ohne dass es deshalb erlaubt wäre, die *Aglossa* als eine besondere natürliche Gruppe zu betrachten.

Verlust der Radula.

Am bezeichnendsten für die Rückbildung dürfte vielleicht *Harpa* sein, welche in der Jugend eine Radula besitzen soll, im erwachsenen Zustande aber nicht mehr, ohne dass uns die Lebensweise über den Grund der Atrophie Aufschluss gäbe. Vermuthlich werden sich unter den Schmarotzern zum Theil ähnliche Verhältnisse finden. Von den erwachsenen, *Entoconcha, Entocolax,* ist keine Radula bekannt; ebenso fehlt sie den Eulimiden, *Eulima, Stilifer* u. a. und den Pyramidelliden, *Coralliophila* und einigen Tiefseeformen.

Allgemeine Uebersicht der Bildung.

Bei den niedersten Formen der Diotocardien, den Rhipidoglossen oder Fächerzünglern beginnt die Radula mit einer ausserordentlich hohen Zahl von Zähnen in einer Querreihe. Die äusseren sind pfriemenförmig und einander fast gleich. Der Mittelzahn ist durch besondere Form ausgezeichnet. Zwischen diesen und die zahlreichen äusseren Zähne schieben sich jederseits mehrere charakteristisch gestaltete Zähne ein. Troschel gebrauchte für die Zähne die Ausdrücke Mittel-, Zwischen- und Seitenplatten; andere, z. B. P. Fischer, unterscheiden zwischen Central- und Marginalzähnen. Es wird sich mehr empfehlen, dafür Rhachiszahn, Lateral- und Marginalzähne zu sagen, oder Mittelzahn, Seiten- und Randzähne.

Den Rhipidoglossen stehen gleich die Docoglossen oder Balkenzüngler scharf gegenüber innerhalb der Diotocardien. Sie haben eine beschränkte Anzahl gestreckter, balkenartiger Zähne.

Niemals innerhalb der Diotocardien scheint Schwund der Radula vorzukommen.

Ob wir in dem Schema der Rhipidoglossen die ursprünglichste Radulaform vor uns haben, erscheint fraglich, seit neuerdings von *Pleurotomaria* zwar dieselbe allgemeine Anordnung nachgewiesen ist, zugleich aber ein Besatz einzelner Zähne nicht mit den gewöhnlichen Spitzen oder Denticuli, sondern mit pinselartigen Borsten.

Bei den *Monotocardien* werden in den meisten Fällen die Marginalzähne an Zahl stark reducirt, und der Numerus in einer Querreihe übersteigt selten 7. Das giebt die dem Gros der Bandzüngler oder Taenioglossen zukommende Radula. Ihnen ordnen sich die Pteno-

Digitized by Google

glossen unmittelbar ein. Radulaverlust kommt vor. Im Allgemeinen ist die Raspel charakteristisch genug, um die grosse Gruppe gut zusammenzufassen. Eine Ausnahme machen aber die Formen der sogenannten Ptenoglossen oder Federzüngler. Ihnen fehlt die Mittelpartie. Dagegen sind die Marginalzähne reichlich entwickelt und allein vorhanden. Die einzelnen Zähne sind gleichmässig pfriemlich. Da der Mangel besonderer Kennzeichen das Wesentliche ist, kann es kaum wundernehmen, dass die in dieser Gruppe untergebrachten Genera der Systematik besondere Schwierigkeiten bereiten. Es handelt sich wahrscheinlich um die Convergenz eben des einen Merkmales der Zungenbewaffnung.

Bei den höheren Formen wird die Radula noch mehr verschmälert. Man kann sie mit Bouvier als Stenoglossen oder Schmalzüngler zusammenfassen. Doch waltet ein wesentlicher Unterschied ob; bei der einen Hälfte, den Rhachiglossen ist stets der Rhachiszahn vorhanden, entweder allein oder mit je einem, seltener zwei Lateralzähnen; bei den Toxoglossen, den Gift- oder Pfeilzünglern, dagegen fehlt der Rhachiszahn, und die Raspel trägt nur eine doppelte Reihe eigenartig umgewandelter Marginalzähne. Zudem scheint Bouvier's Zusammenfassung unhaltbar wegen der ganz verschiedenen Rüssel- und Pharynxbildung. bei den Rhachiglossen liegt der Rüsseldarm hinter, bei den Toxoglossen liegt er als Buccalrohr vor dem Schlundkopf, ist also in beiden Fällen nichts weniger als homolog. Sowohl bei Rhachiglossen als bei Toxoglossen kommt Schwund der Raspel vor.

Historisches.

Die Grundlage giebt Troschel, der die ältere Literatur mit berücksichtigt. Die Zahl der Autoren, welche über die Prosobranchienradula gearbeitet haben, ist eine sehr grosse. Genannt seien etwa: Lebert, Poli, Delle Chiaje, Moquin-Tandon, Savigny, Gray, Macdonald, Lovén, Woodward, Bergh, Sars, Claparède, Eberhard, Schacko, Troschel, Friele, Hutton, Lehmann, Verrill, Fischer, Pelseneer, Thiele, Moebius, Hedley, Watson, Wilson, Sarasin, Bernard, Lenssen, Roessler, Bloch. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe des Gray'schen Systems von 1853, das sich auf die Pectinibranchien bezieht.

1. *Proboscidifera.*

A. *Hamiglossa* (s. *Hamiglossata*). Je 3 Zähne, der Mittelzahn breit, die seitlichen ausklappbar. Muriciden. Bucciniden. Olividen. Lamellariiden.

B. *Odontoglossa.* Je 3 Zähne, die seitlichen ausklappbar. Fasciolariiden. Turbinelliden.

C. *Rhachiglossa.* Je ein Zahn. Volutiden.

D. *Toxoglossa.* Je zwei lange Zähne. Plenrotomiden.

Digitized by Google

E. *Taenioglossa.* Je 7 Zahnreihen. Doliiden. Tritoniiden. Scytotypiden. Velutiniden. Naticiden.

F. *Ptenoglossa.* Zahlreiche, einander ähnliche Zähne. Cassididen. Scalariiden.

G. *Gymnoglossa.* Zähne rudimentär. Pyramidelliden.

II. *Rostrifera.*

A. *Gymnoglossa.* Ohne Zähne. Cancellariiden.

B. *Toxoglossa.* Je zwei lange Zähne. Coniden.

C. *Digitoglossa.* Je 7 Zähne, der äussere mit langen, linearen, gleichen, gekrümmten Fortsätzen am freien Rande. Amphiperasiden (Ovuliden).

D. *Taenioglossa.* Je 7 Zähne. Der grosse Rest.

Hier brachte theils die Entdeckung bisher vermisster Radulae, wie bei den Cancellariiden durch Troschel, theils die Berücksichtigung anderer Organe viele Veränderungen, so dass die Gruppe der Toxoglossen z. B. eine einheitliche wurde.

Als dann Macdonald 1869 auf die Schneide, ob sie vom Vorderrande entspringt — *Campylodonta*, oder vom Hinterrande — *Orthodonta*, Werth legte, nahm Troschel vorübergehend diese Beziehungen mit in sein System auf, das nun lautet:

I. *Campylodonta* Macd.
1. *Taenioglossa* Trosch.
2. *Rhipidoglossa* Trosch.

II. *Orthodonta* Macd.
3. *Toxoglossa* Trosch.
4. *Rhachiglossa* Gray-Trosch.
5. *Ptenoglossa* Gray-Trosch.

III. *Heterodonta* Gray.
6. *Docoglossa* Trosch.

Am meisten hat sich Troschel's einfaches System gehalten, mit einigen Abänderungen.

So wird es von Fischer ziemlich unverändert beibehalten (Manuel), unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Kiefers. Es lautet:

Pectinibranchiata	*Glossophora*	*Agnatha*	*Toxoglossa.*
		Gnathophora . .	*Rhachiglossa.*
			Taenioglossa.
			Ptenoglossa.
	Aglossa	*Agnatha*	*Gymnoglossa.*
Scutibranchiata			*Rhipidoglossa.*
			Docoglossa.

Dieselbe Eintheilung finden wir bei Cooke, der recht klare Radulabilder giebt.

Für *Docoglossa* Balkenzüngler hat Sars 1878 *Onychoglossa*, Krallen- oder Klauenzüngler vorgeschlagen, eine gute Bezeichnung,

Digitized by Google

die indess kaum Anklang gefunden hat, so wenig wie Rhinioglossen, Feilenzüngler für Triforis und Prionoglossen, Sägezüngler für *Homalogyra*.

Pelseneer beschränkt sich, offenbar in der Erkenntniss, dass die Thatsachen zu einer schärferen und sicheren Trennung nicht ausreichen, auf grössere Gruppen, nämlich:

Docoglossa.
Rhipidoglossa.
Taenioglossa, einschliesslich der Heteropoden.
Stenoglossa.

Hier entfallen also auf die Diotocardien so gut wie auf die Monotocardien je zwei Gruppen.

Zweifellos ist in systematisch-phylogenetischer Hinsicht mit solcher Vereinfachung vorläufig das Richtige getroffen. Doch kommt der Reichthum der Formen zu wenig zum Ausdruck. Wahrscheinlich würde man am besten thun, die Zahl der Radulagruppen zu vermehren, doch mit der nöthigen Vorsicht, so dass viele von den Formengruppen, namentlich die einfacheren, als Convergenzen zu deuten wären. Wie mir scheint, wären sowohl die Docoglossen, als die Taenioglossen, aber auch die Rhachi- und Toxoglossen weiter aufzulösen. Das Schlimmste ist, dass der ontogenetische Vorgang noch nicht zu entscheiden gestattet, ob wir in vielen Fällen bei mehrspitzigen oder vielzinkigen Zähnen einen nachträglichen Besatz eines Zahnes mit secundären Denticeln oder das Verschmelzungsproduct vieler oder doch mehrerer Zähne vor uns haben. Die Zahnformeln haben vermuthlich keineswegs überall die Bedeutung von Homologieen. Von einer anderen Schwierigkeit, ob man den äussersten Lateralzahn in vielen Fällen bereits den Marginalzähnen zuzählen soll, kann abgesehen werden. Wichtiger ist es schon, dass bei der Umwandlung unter Umständen der Rhachiszahn verschwindet, an seiner Stelle aber ein neuer entsteht durch Verschmelzung des ersten Lateralzahns von rechts und links.

Wenn man daher, mit Rücksicht auf ihre rein taxonomische Bedeutung die bisherigen Bezeichnungen ohne Schaden beibehalten kann, so scheint es nur angezeigt, für die alterthümlichste und einfachste Stufe, die jetzt bekannt geworden ist, die Pleurotomarien nämlich, eine besondere Gruppe innerhalb der Rhipidoglossen auszuschalten. Man kann entweder die gleichmässig fortlaufende Umbildung der Zähne, welche eine Scheidung zwischen lateralen und marginalen verbietet, betonen, oder man legt besonderen Werth auf den Besatz der äusseren Zähne mit einem Haarpinsel, in dem sich möglicherweise ein altes Merkmal erhalten hat, das allen übrigen Gastropoden verloren gegangen ist. Im ersteren Falle würde etwa die Bezeichnung *Homoioglossa*, Ebenzüngler, im zweiten der Name *Hystrichoglossa,* Bürstenzüngler, empfehlen (da der nächstliegende „*Trichoglossa*" bereits bei den Papageien vergeben ist).

Digitized by Google

Somit schlage ich vor:

Diotocardia
- a. *Hystrichoglossa.*
- b. *Rhipidoglossa.*
- c. *Docoglossa.*

Monotocardia
- d. *Taenioglossa.*
- e. *Ptenoglossa.*
- f. *Rhachiglossa.*
- g. *Toxoglossa.*

Eine besondere Gruppe *Aglossa* oder *Gymnoglossa* kann zur Noth an die Ptenoglossen angeschlossen werden; doch ist die Bezeichnung aus den oben angegebenen Gründen besser zu vermeiden.

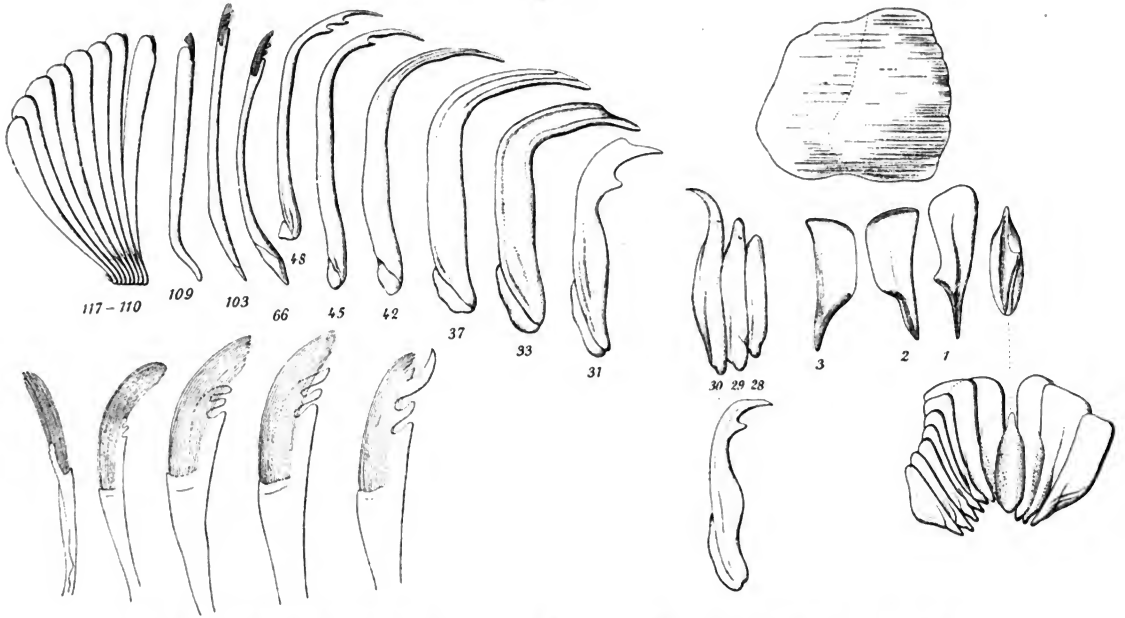
Hystrichoglossa, Bürstenzüngler (Fig. 116).

Dall verdanken wir die erste Beschreibung der Radula von *Pleurotomaria adansoniona* und *quoyana*. Bouvier und H. Fischer haben die letztere besonders genau geschildert, daher ich ihnen folge, zumal alle Schilderungen im wesentlichen übereinstimmen. Auf der einen Seite ist die Radula, mit mehreren hundert Zähnen in einer Querreihe, besonders complicirt und differenzirt, insofern als Bouvier und Fischer nicht weniger als 5 verschiedene Zahnformen festlegen, auf der anderen Seite sind dort die Zähne in ihrem Umriss viel gleichförmiger und gehen viel allmählicher in einander über, als bei den höheren Formen, daher es unmöglich ist, eine bestimmte Grenze zwischen Lateral- und Marginalzähnen anzugeben oder überhaupt auszumachen, wieweit die Lateralzähne gerechnet werden sollen. Die Umformung scheint in der Hauptsache von dem Relief der Basalmembran abhängig zu sein. Der Rhachiszahn steht auf einer wirksamen Erhöhung, einer schmalen und hohen Längsleiste. Daneben folgt wieder eine Erhöhung u. s. w. Das Merkwürdigste ist der Besatz einer Gruppe von Seitenzähnen mit scharfen Bündeln oder Bürsten von starren, spitzen Haaren. Die Querreihen sind starke gekrümmte Hufeisen, deren Schenkel wieder eine kräftige Einbiegung haben, eben dem Relief der ganzen Radula entsprechend.

Der kleine Rhachiszahn hat eine scharfe Spitze. Dann folgen jederseits ein Paar grosse flache Zähne mit einer Verstärkungsleiste, etwa schulterblattartig. Die nächsten werden etwas kleiner und annähernd dreieckig bis zum 25ten, ihre Basallamelle verschwindet, während die Länge wieder zunimmt, bis zum 29ten. Damit gehen die lamellösen Zähne in die hakenförmigen über. Anfangs einspitzig, dann zwei- und dreispitzig, dann wieder mit abschwellender und weiter neu anschwellender Spitze, bilden sie ziemlich complicirte Umformungen. Mit dem 48ten beginnen die Bürstenzähne, anfangs mit ganz kurzem Borstenbesatz auf einer Anschwellung. Die Borstenbündel werden länger, um allmählich wieder abzunehmen. Etwa mit dem 112ten sind Haken und Bürsten verschwunden, die

Digitized by Google

Fig. 116.



Radula von *Pleurotomaria quoyana*, nach Bouvier und Fischer. Links unten freie Zahnspitzen von *Pl. Beyrichi*. Rechts oben linker Kiefer derselben Art. Nach M. Woodward.

Digitized by Google

Zähne sind wieder flach geworden und bilden, bis zum 118ten, einen gleichmässig aufgeklappten Fächer. Das Einzelne zeigen die Abbildungen.

Zu den Zähnen kommen noch accessorische Platten. Die Zahnbasis ist begleitet von einem accessorischen Stück, das dem Zungenepithel fest aufliegt. Die erste Platte bemerkt man etwa am 34ten Zahn. Die nächsten nehmen etwas ab und dann wieder zu bis zum 40ten. Dann bleiben sie constant bis 74ten, um von neuem abzunehmen und am 81ten zu verschwinden. Sie sind oval und stehen schräg zu den Zähnen.

Nach der soeben erschienenen Arbeit von M. Woodward*) gleicht *Pleurotomaria Beyrichi* in der Radula fast ganz der *Pl. quoyana*, *Pl. adansoniona* weicht in Zahl und Anordnung stärker ab. Man könnte die Formeln bilden:

Pl. quoyana: 109 + R + 109, oder R + 3 + 24 + 13 + **63** + 6

Pl. adansoniona: 69 + R + 69, oder R + 15 + **5** + 4 + 45,

wobei die fettgedruckten Zahlen 63 und 5 die Bürstenzähne ausdrücken, die übrigen die Differenzen niederen Grades.

Einen muthmaasslichen Rest von Hystrichoglossie s. u. Docoglossen.

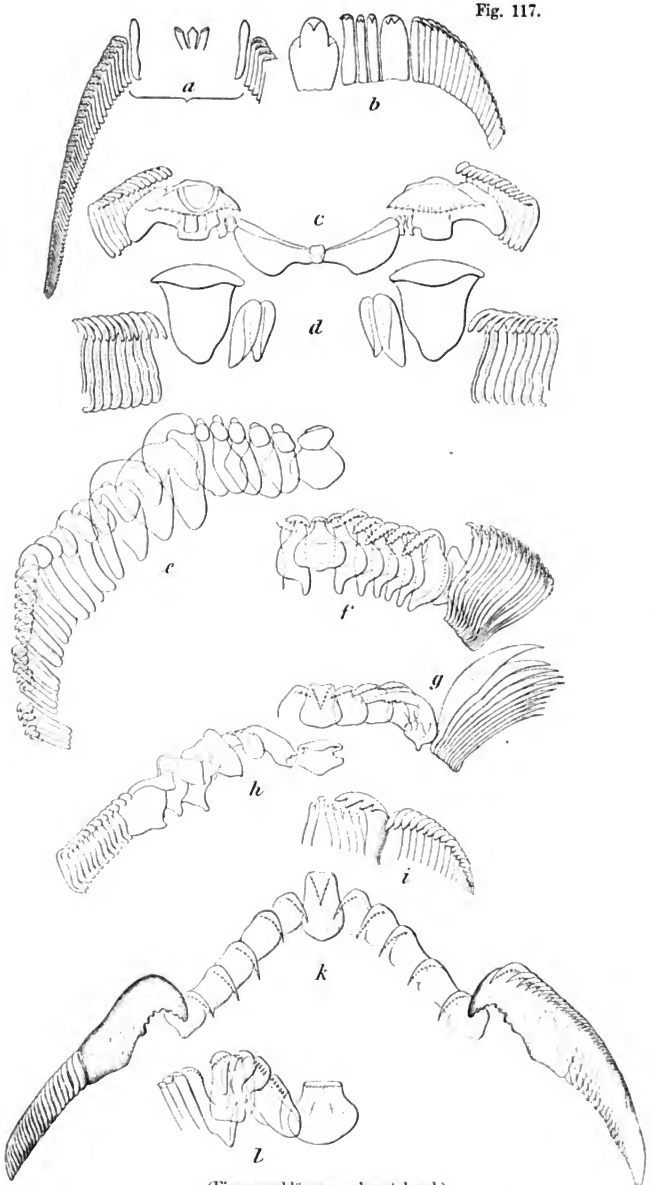
Rhipidoglossa, Fächerzüngler (Fig. 117).

Der wesentliche Fortschritt gegen die Hystrichoglossen besteht, von dem Mangel des Bürstenbesatzes abgesehen, in der scharfen Differenzirung des Mittelstheiles. Die Marginalzähne bilden noch, an Form einander gleich, an Grösse nach aussen abnehmend, den gleichmässigen Fächer. Die Zähne der Mittelpartie heben sich stets scharf von den marginalen ab durch Grösse, Dentikelbesatz und Form. Bald sind sie noch unter einander einigermaassen gleich, bald kommen auch hier stärkere Unterschiede zu Stande, dadurch, dass der erste Lateralzahn grösser wird, so wie der äussere oder vierte. Dann pflegen zwischen den beiden jederseits eckige kleinere Zähne eingeschaltet zu sein von untergeordnetem Werth, die mehr auf die Ausfüllung der Lücke hinauszulaufen und die freiere Function der Hauptzähne zu gewährleisten scheinen. Manchmal ergreift die Mittelpartie mehr Zähne, die von der Seite hereingezogen werden, und da der äussere Lateralzahn bisweilen seiner Form nach nur ein vergrösserter Marginalzahn ist, so bleibt die Grenzbestimmung willkürlich. In den Fällen höchster Ausbildung wird noch ein Zahn nach aussen vom grossen 4ten Lateralzahn als ein ähnlicher Füllzahn ausgebildet, wie der zweite und dritte. Man kann ihn seiner abweichenden Form wegen zu den Lateralzähnen rechnen, der Homologie nach besser als ersten Marginalzahn betrachten. Troschel-Thiele nennt ihn Flügelplatte. Endlich kommt in der Mitte auch mancherlei Schwund vor, sowie Verschmelzung. Fraglich bleibt's, ob man bereits Dentikelbesatz als Verschmelzung zu deuten habe.

*) Martin F. Woodward, The Anatomy of *Pleurotomaria Beyrichii* Hilg. Quart. Journ. of miscosc. sc. XLIV. 1901.

Digitized by Google

Fig. 117.

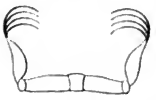


(Figurenerklärung nebenstehend.)

Digitized by Google

Alle diese Umwandlungen hängen, wie mir scheint, mit einer schärfern Ausprägung des Querschnittes in seiner natürlichen Lage zusammen, wenn auch für die Beurtheilung dieser Frage die Beobachtungen spärlich sind. Wie die Querschnittfigur von *Neritina* zeigt, entsteht eine scharfe Rinne, der Rhachiszahn bildet mit dem ersten Lateralzahn den flachen Boden, der starke äussere Lateralzahn die Seitenwand, die Marginalzähne wölben sich oben mit den freien Rändern herüber; die inneren Lateralzähne bilden die unteren Kanten der Rinne. Es wäre wünschenswerth, auch von anderen Formen, die bald eine gleichmässigere, bald eine unterbrochene Mittelpartie haben, die Querschnitte zu kennen.

Fig. 118.



Querschnitt der Radula von *Neritina* in natürlicher Lage.

Die wenigsten Schwankungen erleiden die Marginalzähne. Ihr Gleichmaass bleibt immer erhalten, so dass sie in regelmässiger Reihe nach aussen kleiner werden. Aenderungen betreffen einerseits die Zahl; sie wird in der Regel so gross, dass das Zählen Schwierigkeiten macht und man sie einfach als unendlich (∞) bezeichnet, bei *Scissurella* haben wir ca. 60, bei *Parmophorus* noch 50; bei einigen sinkt sie weiter herab, *Emarginula* 30, *Fissurellidea* 11, bei *Solariella* je nach der Art nur 5 bis 10. Hier sind auch die einzelnen Zähne verlängert zu spitzen Messerklingen, so dass Friele die Gattung *Machaeroplax* nennt. Die weiteren Unterschiede beziehen sich auf den freien Rand, der aber bei *Solariella* in eine gerade Spitze ausläuft, in den meisten Fällen in eine zurückgekrümmte Schneide, die wiederum mit Spitzchen oder Dentikeln besetzt sein kann. Die Anzahl der Dentikeln wird häufig durch eine Nummer angegeben.

Lateralzähne sind in den meisten Fällen 5 vorhanden, gewöhnlich von sehr ungleicher Ausbildung. Doch steigt die Zahl bei den Trochiden auf 7 und mehr, wobei die äusseren weniger differenzirt zu sein pflegen, von den Marginalzähnen mehr durch Grösse, als durch Form unterschieden. Bei *Haliotis* z. B. vollzieht sich der Uebergang ganz ohne grosse Formänderung. Bei vielen Trochiden wird der äusserte, 5te oder 6te Seitenzahn kümmerlich und ohne Schneide, zu einem Füllsel herabgedrückt. Der fünfte Lateralzahn, bei anderen der vierte, pflegt der stärkste zu sein, meist mit grosser, grob gezähnter, hakenförmiger Schneide, bei den Neritiden mehr pilzhutartig, als capituliform bezeichnet. Die inneren lateralen schliessen sich oft wieder in der Form einfach an den grossen Hauptzahn an, bei *Haliotis, Cocculina, Cylostrema, Gibbula* z. B., bald sind

Erklärung zu Figur 117.

Radula von Rhipidoglossen. *a Hydrocaena. b Cocculina. c Neritina. d Neritopsis. e Turbo. f Eumargarita. g Solariella (Machaeroplax). h Haliotis. i Fissurella. k Trochus zizyphinus. l Scissurella.*

Nach Dall, Fischer, Friele, Sars, Thiele, Troschel.

Digitized by Google

sie stärker reducirt, gleichmässig stift- oder balkenförmig etwa bei *Fissurella*, stärker verkürzt bei *Neritina* und *Delphinula*; bei Eumargaritaarten bald so, dass die beiden innersten in der Gestalt der Schneide übereinstimmen und sich vom 3ten und 4ten unterscheiden, bald so, dass die drei inneren einander gleichen und vom 4ten allein differenzirt sind (der 5te ist der Hauptzahn). Dass bei den Neritinen der erste Lateralzahn besonders breit ist, wurde erwähnt.

Der Rhachiszahn ist bald schmal, wie bei *Fissurella* und *Hydrocaena*, bald länglich verbreitert, wie bei *Cocculina*, bald breiter als lang, wie bei *Cyclostrema* u. a., mit sehr verschiedenem Umriss; die Schneide glatt oder fein oder grob denticulirt.

Reductionen: *Hydrocaena* hat ein sehr gleichmässiges Gebiss in Bezug auf die Form der Zähne. Ueber den Rhachiszahn steht aber zunächst jederseits nur ein Lateralzahn, dem folgt eine Lücke. Bei *Neritopsis*, die in der Zahnform sich streng an die Neritinen anschliesst, sind der Rhachiszahn und der innere Lateralzahn ausgefallen. Ganz ebenso verhält sich in Bezug auf den Ausfall nach Bergh *Titiscania*, es fehlen der Rhachis- und der innere Lateralzahn. Die Radula beginnt medial mit den beiden kleinen Lateralzähnen, die als Stützplatten bezeichnet werden. Der äussere grosse Lateralzahn hat aber einen Haken an Stelle des rundlichen Capitulums. Endlich folgen wenigstens 100 Marginalzähne jederseits. Bei Turbiniden und Phasianellinen verliert der Rhachiszahn seine Schneide und geht schliesslich ganz verloren; bei Astralium ist er ohne Schneide, so gut wie die nächststehenden inneren Seitenzähne, was aber zu Neritopsis überführt. Bei *Phasianella virgo*, einen Vertreter des von Pilsbry aufgestellten Subgenus *Orthomesus* ist an Stelle des verschwundenen Rhachiszahns ein falscher Centralzahn entstanden durch Verschmelzung der beiden inneren Lateralzähne.

Besonders bemerkt mag noch werden, dass die Hystrichoglossenradula keinen directen Anschluss findet bei der der Rhipidoglossen. Ja die der Scissurellen, die man nach der Schale am liebsten mit den Pleurotomarien zusammenstellt, gehört zu den differenzirtesten.

Die Zahnformeln werden verschieden genug aufgestellt, je nach der Auffassung. Natürlich wird die Zusammenstellung eine andere, wenn man die inneren Lateralzähne mit dem Rhachiszahn zusammen als Centralzähne bezeichnet und nur den äusseren meist besonders grossen Lateralzahn etwa als einzigen Lateralzahn (Gray, Fischer etc.), oder ob man mit Pilsbry u. a. nur den einen Rhachiszahn einer Summe von lateralen gegenüberstellt, wie ich's gethan habe. Dazu kann man die Verschiedenheit aller der kleinen Dentikeln in den Schneiden zum Ausdruck bringen. Das Gebiss von *Scissurella crispata* z. B. kann man ausdrücken mit Fischer durch die Formel

∞ 1 (4 + 1 + 4) 1 ∞, oder:

∞ + 5 + R + 5 + ∞, oder die letztere blos halb geschrieben und näher die Lateralzähne ausgeführt:

Digitized by Google

R + (4 + 1) + 60, oder mit den Denticuli

$$\frac{R}{5+1+5} + \left(\frac{1}{6} + \frac{1}{5} + \frac{1}{3} + 1 + \frac{1}{8}\right) + \frac{60}{x}$$

Die Genauigkeit des letzteren Ausdrucks wird man freilich nicht immer erreichen können. Die bekannteren Gebisse mögen etwa unter folgende Formeln passen, die je nach der Genauigkeit der Abbildungen verschieden ausfallen:

Fissurella: $R + \left(4 + \frac{1}{4}\right) + \infty$

Scutellina: $R + \left(\frac{1}{x} + 2 + \frac{1}{4}\right) + \frac{\infty}{1}$

Parmophorus: $R + \left(4 + \frac{1}{2}\right) + 50$

Cocculina angulata: $\frac{R}{3} + \left(\frac{1}{3} + \frac{1}{2} + \frac{1}{1} + \frac{1}{2}\right) + \infty$

Delphinula: $R + \left(1 + \frac{3}{2} + \frac{4}{2} + \frac{5}{2}\right) + \infty$

Solariella (*Machaeroplax*): $R + \left(\frac{3}{x} + \frac{1}{x}\right) + (5—10)$

Zizyphinus: $\frac{R}{x} + \left(\frac{5+1}{x}\right) + \frac{2}{x}$

Margarita (*Turcicula*): $\frac{R}{1} + 3 + 25$

Emarginula crassa: $R + \left(\frac{2}{1} + 2 + \frac{1}{2} + 1\right) + \frac{\infty}{x}$

„ *fissura*: $\frac{R}{x} + \left(\frac{3}{1} + 1 + \frac{1}{3} + 1\right) + \frac{\infty}{x}$

Puncturella noachina: $\frac{R}{x} + \left(\frac{2}{x} + 1 + \frac{1}{x} + \frac{1}{2} + 1\right) + \frac{\infty}{x}$

Neritina: $R + (1 + 2 + 1) + \infty$

Bourcieria: $\frac{R}{1} + \left(\frac{3+1}{x}\right) + \frac{\infty}{x}$

Neritopsis: $0 + (0 + 2 + 1) + \infty$

Hydrocaena: $R + (1 + \cdot\cdot + 1) + \frac{\infty}{x}$

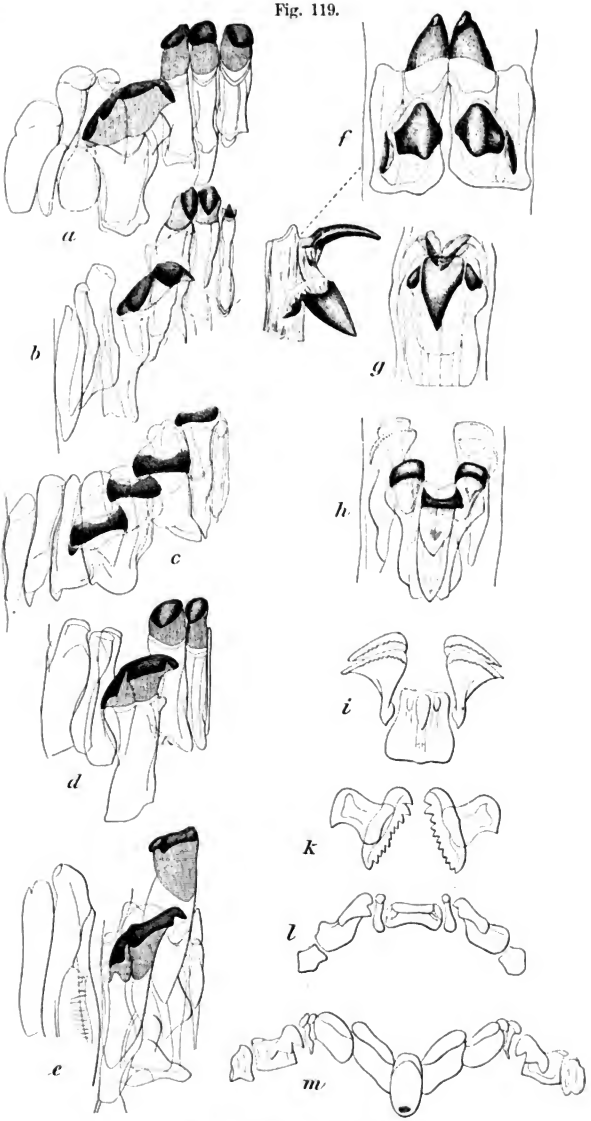
Docoglossen, Balkenzüngler (Fig. 119).

Der Name passt im Grunde nur für die Patelliden, deren langgestreckte, mit der ganzen Fläche der Basalmembran aufgesetzte Zähne in der That balkenartig sind. Bei den anderen würde die weiter gehende Umbildung die Bezeichnung verbieten. Allen gemeinsam ist, dass die centralen Zähne, besonders die lateralen, pigmentirte, undurchsichtige, meist gelbe Schneiden haben, welche leicht abbrechen oder sich durch Kalilauge von ihren Basen lösen lassen, ein Beweis für die besondere chemische Constitution entweder der Schneide oder doch des sie befestigenden Bindemittels. Die Schneiden sind vorn mit freier Spitze zurückgebogen.

Die Form dieser Zähne und die Stärke der freien hakenförmigen Spitzen ist vortrefflich geeignet, den harten Felsengrund des Littorales

Digitized by Google

Fig. 119.



(Figurenerklärung nebenstehend.)

Digitized by Google

abzukratzen und die daran sitzende Nahrung, auch wenn sie festgeheftet sein sollte, zusammenzuscharren.

Man kann die Patelliden leicht von Rhipodoglossen, etwa von Fissurelliden ableiten, wenn man die Marginalzähne auf 3 im Maximum reducirt. Man hat dann einfach die Formel $3 + 3 + R + 3 + 3$. Von den Lateralzähnen gleichen die beiden inneren dem Rhachiszahne, während der äussere, wie bei den Rhipidoglossen, besonders gross und breit ist; seine Schneide ist fast immer der Länge nach durch eine Linie (Verschmelzungslinie!) halbirt, und der Rand hat mehrere Dentikeln. Die Marginalzähne, nach aussen abnehmend, gleichen doch an Form und Anordnung so ziemlich den inneren Lateralzähnen, nur dass sie farblos bleiben. Die Formel lautet aber genauer

$$3 + \left(\frac{1}{2} + 2\right) + R + \left(2 + \frac{1}{2}\right) + 3$$

Anfangs, bei *Ancistromesus*, d. h. der Patellenform mit gleichmässigstem Gebiss, liegen auch die Zähne mit ihren Vorderrändern in einer Bogenlinie, nur der Hauptlateralzahn tritt zurück.

Die Umbildung betrifft zunächst den Rhachiszahn, der an Grösse abnimmt und bereits innerhalb der Gattung *Patella* seine Schneide verliert und bei anderen Patelliden fast unkenntlich wird (*Helcioniscus* z. B.) Die Lateralzähne verschieben sich bei den Patellinen so, dass der zweite mit seiner Schneide sich zurückschiebt, ähnlich wie der Hauptzahn. Bei diesem verschieben sich die beiden freien Schneiden oder Klauen, öfters nochmals in Dentikeln gezackt, in ähnlicher Weise, so dass alle vier eine schräge Linie bilden. Bei den Nacellinen verschwindet der innere Lateralzahn, der äussere erhält eine kräftigere Schneide und an der Basalplatte einen starken äusseren Flügel, der schon bei manchen Patellen angedeutet ist. Die Marginalzähne bleiben weniger deutlich, so dass man oft kaum noch zwei unterscheiden kann. Die Formel $2 + \left(\frac{1}{3} + 1\right) + R + \left(1 + \frac{1}{3}\right) + 2$ ist freilich wenig geeignet, die grossen Unterschiede der einzelnen Zähne auszudrücken.

Bathysciadium, eine neue Tiefseeform (s. o.), hat den Rhachiszahn verloren und in jeder Querreihe 10 Zähne.

Bei den Acmaeiden schwindet der Rhachiszahn und die Marginalzähne bald völlig. Der innere Seitenzahn liegt vor dem äusseren. Die Formel lautet $0 + \left(\frac{1}{2} + 1\right) + 0 + \left(1 + \frac{1}{2}\right) + 0$. Dabei findet eine immer höhere Festigung statt, die beiden Zähne derselben Seite hängen mit ihren

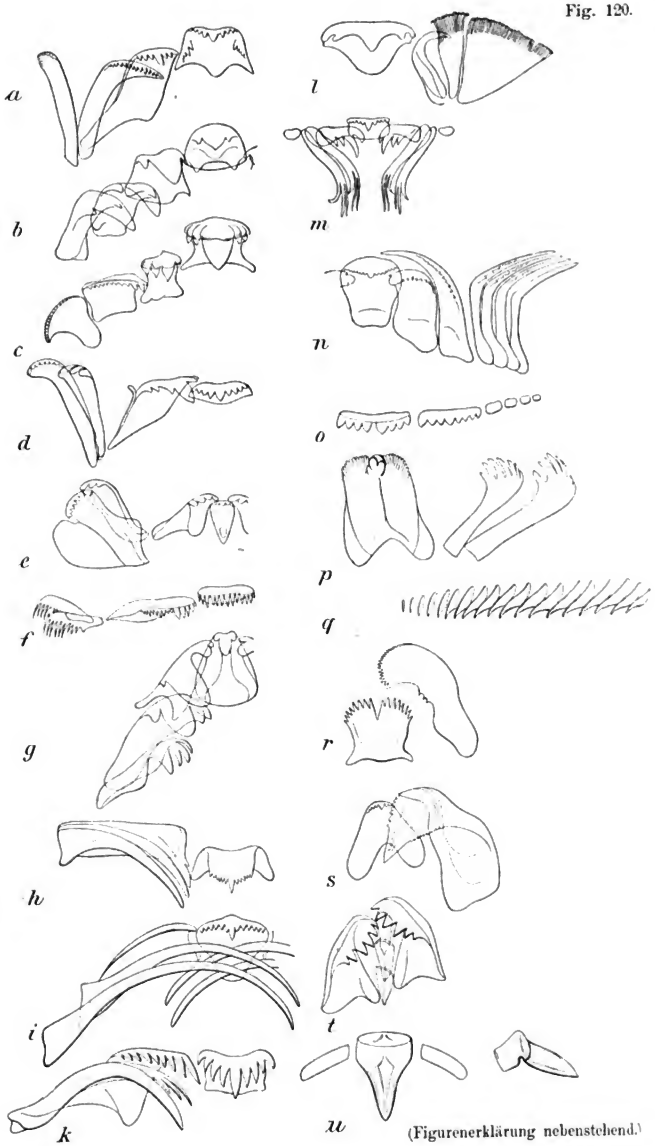
Erklärung zu Figur 119.

Radula von *Docoglossen*, links jedesmal die linke Hälfte (einschl. Rhachiszahn), rechts eine ganze Querreihe. *a Ancistromesus. b Patelloidea, c Cymbulia. d Patella. e Nacella. f Tectura*, daneben ein Glied von der Seite. *g Pilidium. h Cryptobranchia. i Propilidium. k Pectinodonta. l Lepetella. m Addisonia.*

Nach Dahl, Sars, Thiele, Troschel.

Digitized by Google

Fig. 120.



(Figurenerklärung nebenstehend.)

Digitized by Google

Basalplatten fest aneinander, bald auch die Zähne der rechten und linken Seite. Nun geht die Verschmelzung so weit, dass die inneren Zähne einen falschen Rhachiszahn bilden mit unpaarer Schneide, ähnlich wie bei *Phasianella-Orthomesus* (s. o.).

Hier beginnen in anderer Hinsicht Unregelmässigkeiten, welche die gleichmässige Entwicklungsreihe unterbrechen. Wir finden bei *Lepeta*, *Cryptobranchia* und *Propilidium* ausser der Mittelplatte noch zwei stärkere Seiten- oder Marginalzähne mit stärkeren denticulirten, aber ungefärbten Schneiderändern. *Pectinodonta* hat in jedem Glied nach Dall nur rechts und links einen starken unabhängigen Zahn.

Ganz ausserhalb des Schemas fallen die Raspeln von *Lepetella* und *Addisonia*, die, wenn man überhaupt einen Formanschluss suchen will, nur mit dem der Chitoniden verglichen werden können, freilich nicht in dem Sinne, wie Troschel ursprünglich unter die Docoglossen auch die Chitoniden und Dentalien einbezog.

Noch muss hier eine Bemerkung gemacht werden über *Pilidium*, die eine in der neueren Literatur, wie es scheint, übersehene Thatsache betrifft. Sars bildet eine Radula von *Scutellina fulva* ab, die sich offenbar auf ein *Pilidium* bezieht. Der freie Rand der Marginalzähne ist hier bewimpert. Sars sagt in der Erklärung zu der nicht allzu deutlichen Figur: „uncini elongati, apice elongato margine altero dense ciliato". Wie sind diese Wimpern zu deuten? Liegt hier nicht ein Rest der hystrichoglossen Radula vor?

Taenioglossa und *Ptenoglossa*, Band- und Federzüngler (Fig. 120 u. 121).

Das Gebiss der Taenioglossen ist bei einer sehr grossen Anzahl von Familien und Gattungen übereinstimmend gebaut. Es liegen 7 Zähne in einer Querreihe, je zwei Marginal-, je ein Lateral- und ein Rhachiszahn. Dabei ist es aber sehr zweifelhaft, ob man diese Zähne mit einigem Recht auf die gleichnamigen der Rhipidoglossen beziehen könne, mit Ausnahme natürlich des Rhachiszahns. Verschiedene Formen geben indess Aufschluss, theils indem die äusseren Zähne deutlich aus vielen einzelnen verschmolzen sind, theils indem aussen gleichförmige Zähne von der Form der Marginalzähne der Rhipidoglossen hinzutreten. Solche führen dann zu den Ptenoglossen über, die unter einander wieder so differiren,

Erklärung zu Figur 120.

Radula von Taenioglossen und Ptenoglossen. Links die linke Hälfte von normalen Gebissen, rechts die rechte Hälfte von abweichenden und Ptenoglossen; von *m*, *t* und *u* je eine vollständige Querreihe, von *u* ausserdem daneben ein Rhachiszahn. *a Bythinia. b Cypraea. c Acme. d Jo (Pleuroceriden). e Potamides. f Cerithiopsis. g Litorina granosa. h Pterotrachea. i Chenopus. k Cassis. l Ovula. m Pedicularia. n Struthiolaria. o Triforis. p Torinia. q Scalaria. r Turritellopsis. s Lamellaria. t Jeffreysia. u Homalogyra,* daneben der Rhachiszahn von der Seite.

Nach Moebius, G. Sars, Schacko, Troschel, Woodward.

Digitized by Google

dass sie am besten den Taenioglossen einfach eingeordnet werden. Im Allgemeinen handelt es sich sicherlich nicht um eine directe Abtheilung von den einzelnen Rhipidoglossenzähnen, sondern um eine Umwandlung der Radula nach der Mitte zu, unter Verlust der Aussentheile.

Nichts wäre verkehrter, als aus der übereinstimmenden Zahl der Zähne auf Gleichmaass und fortlaufende Reihen zu schliessen. Ein solches findet man höchstens bei den longicommissuraten Neotaenioglossen, einen Rhachiszahn mit starker Mittel- und kleineren Seitenspitzen, einen kräftigeren, denticulirten Lateralzahn und zwei schlanke, glatte oder denticulirte Marginalzähne. Glatt sind sie bei den Heteropoden, die nächstdem die ebenmässigste Raspel zeigen. Im Uebrigen herrscht eine ausserordentliche Verschiedenheit in der Form der einzelnen Zähne, die sich namentlich dann geltend macht, wenn die Lateral- und Marginalzähne eine continuirliche Umbildung zeigen, oder wenn der innere Marginalzahn mehr dem Lateralzahn ähnelt. Man möchte dann die normale Formel: $2 + 1 + R + 1 + 2$ umsetzen in: $3 + R + 3$ oder in: $1 + 2 + R + 2 + 1$. Diese Verschiedenheiten wird man am besten aus der Reihe der nebenstehenden Abbildungen ersehen. Als eine eigenartige Erwerbung des Rhachiszahns muss der gelegentliche Besatz nicht nur der freien Schneide, sondern auch der Basis mit Dentikeln gelten. Beispielsweise mag die nordamerikanische Gattung *Pyrgulopsis* angeführt sein, unseren Hydrobien verwandt.*) Hier hat die Radula die Formel $3 + 1 + 3$; aber der Rhachiszahn allein erfordert wieder mit seinen Dentikeln eine besondere Formel

$$\frac{4 + 1 + 4}{1 + 1}$$

Narica hat nach Bergh eine insofern eigenartig starke Bewaffnung, als die Marginalzähne nicht nur oben am freien Rande, sondern auch auf seitlichen Längsleisten spitze Dentikeln tragen.

Als ein Beispiel der Umwandlung der Zahnformen innerhalb einer begrenzten Gruppe mögen einige Melanien herausgegriffen sein, aus Sarasin's Werk über Celebes. Die *Palaeomelania* stellt die Durchschnitts- und Grundform dar, bei der *Neomelania* sind die Unterschiede in den Umrissen grösser, der Dentikelbesatz ist reicher geworden. Die *Tylomelania* zeigt umgekehrt plumpe Schwielen dafür.

An dem gleichen Beispiel mögen die complicirteren Linien, welche das Verhältniss des freien Zahntheiles zu seiner Basalplatte regeln, nach der Troschel'schen Nomenclatur erläutert werden, wenn es auch schwer genug sein dürfte, in jeder Radulabeschreibung bis zu solchem Detail vorzudringen.

*) R. E Call and H. A. Pilsbry: On Pyrgulopsis a new genus of rissoid mollusk, with descriptions of two new forms. Proc. Davenport Academy of science. V. 1886.

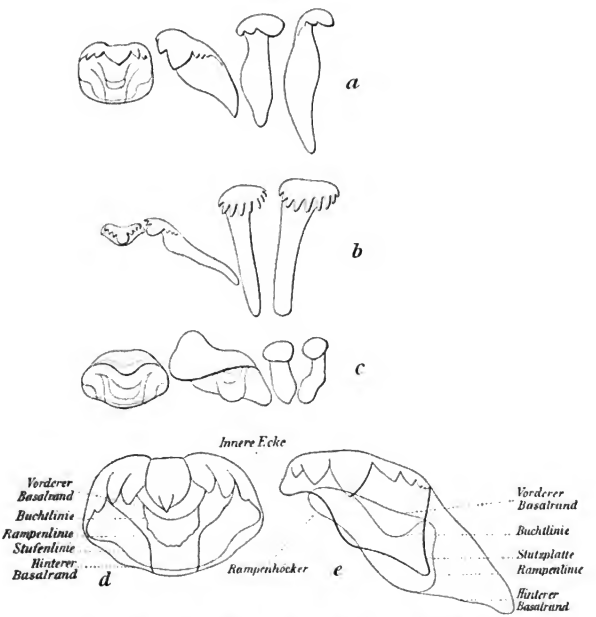
C. F. Ancey. Étude monographique sur le genre Pyrgulopsis. Bull. soc. malac. de France. Paris 1888.

Digitized by Google

Ueberzählige Platten. Die Beziehungen zu polyodonten, bez. rhipidoglossen Raspeln können einen doppelten Ausdruck finden, entweder in wirklicher Zunahme der Platten oder in feiner, kammförmiger Denticulirung, welche auf die Verschmelzung vieler Zähne aus einer gleichmässigen Radula zu je einem hindeutet.

Am besten scheint solche Verschmelzung beglaubigt unter den **Architaenioglossen** bei den Cypraeiden, wo zwar das normale derbe Gebiss vorherrscht, wo aber einzelne Gattungen alte Anklänge haben. Bei *Ovula* sind die beiden Marginalzähne Platten mit dichtem Kamm

Fig. 121.



Radula von *a Melania patriarchalis. b M. granifera. c Tylomelania porcellanica Sar. e Melania palicolarum Sar.*

an der Schneide, wobei einzelne Kammzähne wieder mit einander verschmelzen können, bei *Pedicularia* sind die Marginalzähne aus weniger Elementen verschmolzen, dafür ist noch ein überzähliger, plattenförmiger Rest aussen vorhanden.

Vielleicht deutet die feine Denticulirung der normalen Paludinenzähne noch eine ähnliche Verschmelzung an.

Digitized by Google

Dagegen haben die Vertreter der Cyclophoriden, als dritter Gruppe der Architaenioglossen, soweit bekannt, die typische Taenioglossenradula. Cyclophorus, etwa wie *Cypraea*, mit fortlaufender Umbildung der Zähne (*Cyclophorus, Hybocystis, Cyclosurus*). So wenig hier die Grenzen der Familien genau bekannt sind, so wenig überrascht es, unter den Cyclostomiden bei *Choanopoma* und *Cyclostoma* einen äusseren Marginalzahn zu finden, der ganz dem von *Ovula* entspricht (der innere gleicht mehr dem Lateralzahn). Immerhin ist hier die erste Handhabe, die vielen kleinen Landdeckelschnecken nach der Familie zu scheiden.*)

Wirklich überzählige Platten finde ich bald als rudimentäre Reste, wie bei *Pedicularia*, bald als echte functionirende Marginalzähne. So kommt unter den Turritellen Vermehrung vor, die Formel von *T. triplicata* lautet $3 + 1 + R + 1 + 3$, bei *Struthiolaria* steigert sie sich sogar auf $5 + 1 + R + 1 + 5$, als wenn sich etwa bei *Chenopus* oder *Cassis* die äussersten Randzähne vermehrten.

Triforis hat, sehr abweichend von den normalen Cerithien, eine pflasterartige Radula mit je 11 queroblongen Zähnen in jeder Reihe, nach aussen abnehmend, die vier Marginalzähne ohne Dentikel. Vielleicht kommt dieser die Raspel von Choristes am nächsten, allerdings mit ganz schmalem Rhachiszahn. Alle solche Formen haben offenbar noch Beziehungen zu polyodonten Vorfahren.

Anders dürften einige Fälle zu beurtheilen sein, bei denen sich gewissermaassen ein Zahn einschiebt. Bei *Assiminea Francesi* hat sich wohl der äussere Theil des Lateralzahnes selbständig abgegliedert, und bei *Melania Winteri* scheint sich ähnlich die Schneide dieses Zahnes in zwei selbständige Lappen zu zerlegen.

Eine Combination von ursprünglicher und nachträglicher Verschmelzung zeigt etwa die kleine, tief im Rüssel versteckte Radula von *Torinia*. Hier deuten die Lateralzähne durch den dichten Kamm ihrer Schneide die Verschmelzung vieler gleichen an. Diese gekämmten Platten sind wieder mit dem Rhachiszahn zu einem Stück verschmolzen, zu einem secundär vergrösserten Rhachiszahn. Die Formel hierfür würde etwa lauten:

$$\frac{2}{7} + \overline{\frac{1}{\infty} + R + \frac{1}{\infty}} + \frac{2}{7}$$

Wenn eine derartige Radula auf einen homoeodonten Vorläufer hinweist, wo auch der Centraltheil aus gleichen schlanken Zähnen bestand, so schliessen sich der Radula nach in der That die Ptenoglossen hier an, die dieser Ursprungsform noch am nächsten kommen, insofern als die Radula aus lauter gleichartigen einfachen, nur an Länge allmählich an- und abschwellenden Zähnen besteht, *Solarium, Janthina* und die *Scalariiden*, die letzteren einmal von Troschel ihrer breiten Radula

*) J. Thiele. Ueber die Zungen einiger Landdeckelschnecken. Nachrbl. d. d. malac. Ges. 1894. S. 23—25.

Digitized by Google

wegen als Euryglossen zusammengefasst, *Aclis* unter den *Scalariiden* mit besonders spitzen Zähnen. *Solarium* dadurch ausgezeichnet, dass hier und da ein Zahn noch mehrspitzig ist, also jene Verschmelzung, welche die Gattung zu *Torinia* in nahe Beziehung bringt. Bei den Ptenoglossen fällt der Rhachiszahn aus.

Reductionen. In wenigen Fällen sinkt die Zahnzahl unter die normale 7, merkwürdigerweise dann jedesmal gleich auf 3, durch völligen Wegfall der Marginalzähne, so bei manchen Turritelliden. Bei *Homalogyra* steht neben dem starken Rhachiszahn jederseits eine Platte, alles ohne Dentikeln, bei den Jeffreysien, soweit sie nicht die normale Zahl haben, und ähnlich bei den Lamellarien, die sich an Velutinen und manche Lamellariiden (*Marseniopsis*, *Marsenina*, *Onchidiopsis*) mit ganz normalem Gebiss anschliessen, wird der Rhachiszahn fast rudimentär. Die beiden Lateralzähne werden symmetrisch verschoben, sie kehren nach der Mitte zu einen Rand mit Auszackungen, so dass sie von rechts und links in einandergreifen, wie eine Knochennaht. Die ältere Angabe, wonach die Nariciden nur zwei Zähne in der Querreihe haben sollten, unter Wegfall des Rhachiszahnes, ist von Bergh berichtigt worden. *Narica* hat die normale Formel 2 + 1 + R + 1 + 2.

Bei allen diesen reducirten Gebissen ist stets der Rhachiszahn vorhanden.

Rhachiglossa, Schmalzüngler (Fig. 122).

Alle die reducirten taenioglossen Raspeln hätte man als solche bereits unter die Rhachiglossen oder Schmalzüngler zu rechnen, wenn nicht die übrige Morphologie die Thiere an andere Stelle verwiese.

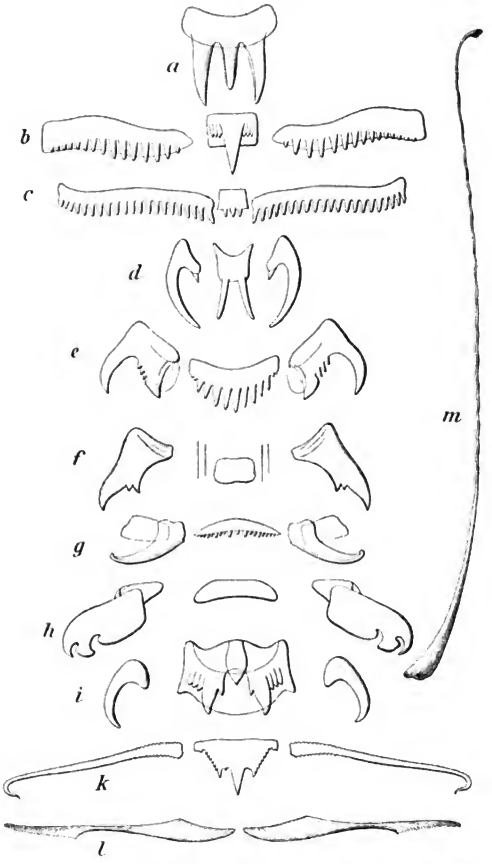
Das echte rhachiglosse Gebiss hat drei Zähne, wobei die lateralen meist sich als Haken über den Mittelzahn herüberschlagen. Es kommen indess noch überzählige Platten vor, die aber stets der freien Schneide entbehren, also niemals bei der Ergreifung der Nahrung mitwirken. Das Verhältniss zwischen den Seitenzähnen und dem Mittelzahne ist sehr verschieden, bald verschwinden die ersteren, bald wird der letztere rudimentär, wiewohl selten völlig. Man könnte hier noch den Unterschied gelten lassen zwischen den Hamiglossen mit hakenförmigen Seitenzähnen und den Odontoglossen (s. o.), bei denen alle drei Zähne mehr oder weniger einem Kamm gleichen, gerade gestreckt, an der Schneide mit lauter gleichen Dentikeln. Doch sind der Uebergänge zu viele, um die Eintheilung so weit zu treiben. Der Dentikelbesatz ist besonders am Mittelzahn oft sehr complicirt, eine starke Mittelspitze, zwei ähnlich starke seitlich, dazwischen feinere.

Der grosse Reichthum und die Variation des Themas erhellt am besten aus den Abbildungen. Es mag darauf hingewiesen sein, dass der Wechsel zwischen den Formeln 0 — 1 — 0 und 1 — R — 1 innerhalb verschiedener Familien vorkommt, bei den Volutiden, Harpiden, Mitriden. Die Nassiden (*e*) geben Beispiele einer eingeschobenen, die Olivellen

Digitized by Google

(*g*) einer unten angefügten Platte, man könnte etwa schreiben: 1 + (1) + R + (1) + 1 und (1) + 1 + R + 1 + (1). *Fasciolaria* (*c*) ist ein Muster einer odontoglossen, *Sistrum* (*f*) das einer taenioglossen

Fig. 122.



Radula von Rhachiglossen. *a Cymbium. b Mitra. c Fasciolaria. d Melongena (Myristica). e Nassa (Neritula). f Chrysodomus. g Olivella. h Columbella. i Ocinebra. k Pentadactylus. l Cancellaria cancellata,* ganze Radula. *m* Einzelner Zahn.

Nach Bouvier, Cooke, Sars, Troschel.

Digitized by Google

Radula. — Die Variation in den Dentikeln kann sehr weit gehen. So beschreibt Friele von *Buccinum* ein theils abnormes, individuelles, asymmetrisches, theils ein regelmässiges Abändern in solcher Menge, dass es schwer wird, die Gattung in bestimmte Arten und Varietäten zu zerlegen. Dabei sind Zähne und Dentikeln durchaus kräftig. Wenig leisten sie indes nur noch bei einem anderen Vertreter derselben Familie, *Liomesus*. Der Rhachiszahn wird ebenso reducirt bei den Columbellen, noch mehr unter den Bucciniden bei *Cantharus*, wo man in der hinteren Partie noch einen ganz kleinen Mittelzahn findet und je einen kräftigen Seitenzahn mit mehreren starken Dentikeln, während nach vorn zu der Rhachiszahn ganz verschwindet und die Lateralzähne weniger gegliedert aussehen.

Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich die Gattung *Cancellaria* mit Bouvier hierher rechne, also nicht als Familie, sondern nur als Gattung (s. u.). Das Thier hat nach Amandrut den echten Pharynx und Rüssel der Rhachiglossen.

Die Radula fehlt nicht nur bei den Coralliophiliden, sondern nach Dall auch bei der Volutide *Aurinia* (*Scaphella*).

Toxoglossen, Pfeilzüngler (Fig. 123).

Von den Gruppen, welche Troschel und ihm folgend u. a. Fischer hierher rechnet, will Bouvier die Cancellariiden lieber zu den Rhachiglossen stellen, wie er denn beide Gruppen als Stenoglossen oder Schmalzüngler zusammenfasst. Wenn indess die Zähne wirklich nach Troschel's Angaben hohl, zum Mindesten bei *Admete* rinnenförmig sind, kann an der Zugehörigkeit dieser Cancellariidengattung zu den echten Toxoglossen nach dem Gebiss kein Zweifel bestehen*). Eher könnte man bei *Pleurotoma* mit ihren Sichelzähnen oder bei *Bela* über die Zugehörigkeit schwanken, doch finde ich die Entscheidung auch hier in der Bildung des Rüssels mit Buccalrohr und seitlichem Pharynx. Im Ganzen besteht noch viele Unklarheit über Form, Befestigung und Verwendung dieses complicirten Gebisses, wenn auch Bergh bei den Conoiden das Verständniss wesentlich gefördert hat, leider unter Verwechslung des Pharynx mit der Anschwellung des Oesophagus, in die er mündet. Denn hier ist das Verhältniss so weit verschoben, dass nicht der Oesophagus in den Pharynx, sondern der Pharynx in den Oesophagus, der die directe Fortsetzung des Buccalrohrs bildet, zu münden scheint, und zwar mit recht enger Mündung, woraus dann noch mancherlei Umlagerungen folgen.

Es scheint, dass die beiden Zahlenreihen, eine jederseits, welche die

*) Bouvier, von dem die Abbildung der Radula und eines Zahns entlehnt sind (Textfig. 119d, *e*), spricht sich darüber nicht aus. Die Figur, die Troschel von *Admete* giebt (*c*), hat deutlich an der Spitze eine Oeffnung. So sucht Bouvier die Entscheidung bei der sogenannten Giftdrüse, die *Cancellaria* fehlt. Man sieht aber nicht ein, wozu röhrenförmige Zähne da sein sollten. Andererseits aber hat *Pleurotoma* eine Giftdrüse und doch blos Hakenzähne. Hier herrscht in der That noch viel Unklarheit.

Digitized by Google

Fig. 123.

Radula von Toxoglossen. *a Spirotropis. b Pleurotoma. c Admete (Cancellariden?). d Bela turricula* (ganze Radula). *e Bela pyramidalis. f* Einzelne Zähne verschiedener *Mangelia*-Arten. *g* Ein Zahn von *Terebra (Hastula)*, daneben Spitze und Basis stärker vergrössert. *h* Zahn mit Zahnband von *Conus tulipa. i C. Prometheus. k C. textile. l* Querschnitt durch die Radulascheide von *C. mediterraneus*.
Nach Bergh, Bouvier, Cooke, Sars, Troschel.

Digitized by Google

Norm bilden, auf die Marginalzähne der Taenioglossen zurückgeführt werden müssen; wenigstens deutet *Drillia* (*Spirotropis*) darauf hin mit einem kleinen einspitzigen Rhachiszahn, einem vielspitzigen Lateral- und einem starken Marginalzahn. Bei allen übrigen wäre der Lateralzahn verschwunden; bei *Clavatula* (*Clionella*) kommt noch ein kleiner Rhachiszahn vor, der dann auch schwindet. Die beiden übrigen Zähne kommen endlich bei der Hälfte der Terebriden in Wegfall.

Drillia (*Spirotropis*):	$1 + \frac{1}{x} +$	$\frac{R}{1} +$	$\frac{1}{x} +$	1
Clavatula	1	+ R		+ 1
Pleurotoma *Coniden* *Cancellariiden*	1 +	0		+ 1
Terebriden	1 +	0		+ 1
	0	0		0

Es scheint nicht immer möglich, die Zähne deutlich auf die Längsreihen zurückzuführen; bei manchen Bela-Arten zwar ist die Anordnung typisch, bei anderen aber macht der Pharynx den Eindruck eines kugligen Pfeilsacks mit einem Bündel pfeilförmiger Zähne.

In dem normalen Gebiss sind die Zähne im einfachsten Fall lange Haken, oft sichelförmig, wie bei vielen Rhachi-, bez. Hamiglossen, in den meisten Fällen sind es Rinnen, bei den Coniden oft sehr complicirt, in der vorderen Hälfte der Radula einfach nach vorn gerichtet, im Gegensatz zu den Haken (s. u.). Da aber diese echten Pfeil- oder Giftzähne an der Spitze fast immer Widerhaken tragen, so scheint es, dass darin ein Uebergang zwischen beiden gegeben ist. Endlich scheinen aber wirkliche Röhrenzähne vorzukommen bei manchen Cancellariiden, die in dieser Hinsicht eine Sonderstellung einnehmen würden (s. o.).

Im Einzelnen verhält sich's etwa folgendermaassen:

Spirotropis erinnert an ein rhachiglosses oder taenioglosses Gebiss. *Pleurotoma* hat haken- oder sichelförmige Zähne. *Mangilia* scheint den Uebergang solcher Zähne in die Pfeilform zu bieten, wobei der nach hinten gerichtete Haken sich allmählich verkürzt und eine verdickte Basis abgiebt. *Bela* hat deutlich rinnenförmige Zähne, zum Theil mit Widerhaken an der Spitze, *Terebra* solche mit secundärer Denticulirung der Rinnenränder. Bei beiden Gattungen greifen die Rinnenränder so weit übereinander, dass beinahe ein Rohr entsteht, mit Oeffnung an der Basis und an der Spitze. Bei *Conus* wird der Zahn noch viel complicirter, indem er sich bis zu mehrfachen Umgängen einrollt, so dass der Querschnitt eine Spirale bildet. Da die freien Ränder wieder manchfache Ausbuchtungen und zum Theil mehrfache Denticulirung von sehr verschiedener Stärke haben können, die Spitze aber Widerhaken von verschiedener Zahl, Form und Länge trägt, so ist das Bild im durchscheinenden Licht um so verworrener, als auch noch entsprechend der Denticulirung eine verschiedene Bräunung dazukommen kann. Wir

Digitized by Google

haben wohl kaum von irgend einem derartigen Zahne bis jetzt ein genügendes Bild; es könnte nur durch mühsame Schnittserien gewonnen werden.

Noch ist des sogenannten Zahnbandes zu gedenken, von dem Bergh Beschreibungen liefert. Bei *Conus* sitzen die Zähne nicht auf der Basalplatte direct auf, sondern auf langen, flachen, farb- und structurlosen, bandartigen Sockeln. Sie sind wohl als ausgezogene Streifen der Basalmembran zu deuten. Gelegentlich trifft man Zähne, welche mit ihrem Band losgerissen sind; und damit erklären sich wohl die verschiedenen Angaben, wonach ein einzelner Zahn, fern von der Radula, gerade in der Mündung des Rüssels gefunden wird, aus der er herausschaut. Er ist wohl abgerissen durch die Anstrengungen des Beutetiers, in dem er mit seinem Widerhaken haftete. Um ihn aber überhaupt in diese Lage zu bringen, muss eine besondere Schwierigkeit überwunden werden. In der Radulascheide liegen die Zähne bei der Bildung mit der Spitze nach hinten (man hätte den ganzen Zahn als denticulirte Schneide zu fassen), im Pharynx schauen sie umgekehrt noch vorn. Bei der Länge mancher Zähne kann man sich von der Drehung, wie sie zu Stande kommt, noch keine Vorstellung machen; wahrscheinlich aber hängt damit ein häufig vorhandener, aufwärts, fast seitwärts gerichteter, hornförmiger Blindsack des Pharynx am Anfang der Radulascheide zusammen. Er ist in Wahrheit, wenn ich recht deute, eine blindsackartige Verlängerung des Pharynx unter der Radulascheide. Die letztere liegt so, dass die convexe Seite die untere ist, welche die Radula trägt. Am Uebergange zwischen der Scheide und dem Pharynxblindsack befindet sich nach Bergh ein verschieden dicker Wulst, der in Wahrheit der Stützapparat (s. u.) ist. Das Vorderende der Radula scheint sich in den Blindsack hinein fortzusetzen, in dem sie nothwendigerweise an der Decke liegt, und im *Fundus* zu enden, da das Organ als Raspel nicht mehr gebraucht wird. Beim Uebergange über den Wulst werden die Zähne gedreht und ragen nunmehr mit der freien Spitze in den vorderen, distalen Theil des Pharynx hinein, indem sie durch die Zahnbänder im Blindsack gehalten werden (Fig. 114).

2. Die Zungenscheide und die Bildung der Radula (XXXII).

Die Anzahl der Zähne in jeder Querreihe ist bestimmt durch die Zahnformel der Species. Die Anzahl der Querreihen richtet sich nach der Länge der Radulapapille oder Zungenscheide. Am kürzesten wird diese bei den Toxoglossen, wo die Verkümmerung unter den Terebriden erwähnt ist (s. o.), kurz auch bei Calyptraeiden u. a. Während das Organ in seiner durchschnittlichen Länge dem Pharynx wohl nicht ganz gleichkommt, erreicht es in manchen Fällen ganz ungeheuerliche Ausdehnung, die die Länge des ganzen Körpers um ein Mehrfaches übertreffen kann. Bei vielen Rhipidoglossen wird sie länger als der Pharynx, bei *Littorina* aber und den meisten Docoglossen erreicht sie jenes Ueber-

Digitized by Google

maass. Sie wird dann schliesslich so untergebracht, dass die hintere Hälfte sich nach vorn zurückschlägt und dicht neben die vordere legt; dieses Doppelband windet sich spiralig auf und nimmt auf dem Boden der Leibeshöhle in der rechten Körperhälfte Platz. Bei einer *Buccinopsis* zeichnet Sars, jedenfalls teratologisch, zwei völlig entwickelte Radulae und Radulascheiden in einem Rüssel.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass excessive Länge in der raschen Abnutzung der Zähne ihren Grund hat. Und da scheint mir auch die biologische Lösung leicht gegeben. Die abnorm lange Radula und Radulascheide kommt den Thieren zu, welche in der Brandungszone den kümmerlichen, mehr oder weniger harten pflanzlichen und thierischen Ueberzug der Felsen (Corallinen, Diatomeen, Bryozoen, Hydrozoen etc.) abweiden. Es handelt sich also um eine Convergenzerscheinung auf Grund gleicher biologischer Verhältnisse.

Im Allgemeinen nimmt die Radulapapille an der Torsion des Vorderkörpers theil, worauf die Verschiebung in die rechte Körperhälfte bei den Docoglossen beruht. Der Verlagerung wird sie entzogen bei den Proboscidiferen, wo sie zu weit nach vorn gerückt ist, vor die Drehungsebene.

Auch mag bemerkt werden, dass im Zusammenhange mit der Ausbildung der Pharynxmuskulatur die Radulascheide bald frei liegt, bald sich zwischen den Hinterbacken verbirgt.

Das Hinterende der Scheide ist oft ein wenig erweitert, mit Ausladungen nach beiden Seiten.

Ueber die Bildung der Radula sind wir an den Durchschnittsformen gut orientirt. Roessler, bei dem die ältere Literatur nachzusehen ist (238), hat die Erzeugung der verschiedenen Theile an den erwachsenen Formen klargelegt, Bloch hat an *Paludina* die embryonale Anlage verfolgt.

Aus der ectodermalen Anlage des Vorderdarms stülpt sich unter dem Schlund ein Blindsack aus, dessen Oberseite sich rinnenförmig einsenkt, so dass das Lumen zu einem schmalen Spalt wird. Im Hintergrunde verdickt sich das Epithel, um die Odontoblasten darzustellen. So ist das Cöcum anfangs hinten etwas erweitert. Die Rinne an der Oberseite wird bald durch ernährendes Bindegewebe ausgefüllt. Das gesammte Epithel scheidet zunächst eine Cuticula ab, die einfach vorn mit der Cuticula, welche den Pharynx auskleidet, zusammenhängt. Sie wird von Amaudrut als elastische Membran, von Roessler, so weit sie unter der Radula liegt, als Submembran bezeichnet. Die Epithelzellen, welche im Hintergrunde die Odontoblasten darstellen, sondern sich in so viele Gruppen, als Zähne in einer Querreihe liegen, wie bei den Chitoniden. Die untersten und vordersten Odontoblasten scheiden die Basalmembran der Radula aus, die einzelnen Odontoblastengruppen die einzelne Zähne. Vor dieser Zahnreihe liegt zunächst ein freier Hohlraum. Das Decken-

Digitized by Google

epithel hängt in unregelmässigen Wülsten und Zotten herab. Wenn durch Wachsthum der ganzen Papille sich die erste Zahnreihe von den Odontoblasten gelöst hat und weiter Zahnreihe auf Zahnreihe vorrückt, dann erst schiebt sich das Deckenepithel regelrecht zwischen die Zähne und füllt die Spalträume aus; es secernirt eine neue, schmelzartige Cuticula auf die Zähne und, wie es scheint, auch auf die mit vorrückende Basalmembran, die von Anfang an mit den Zähnen zusammenhängt. Sie wird derber und widerstandsfähiger, die anfangs blassen Zähne bekommen ein kräftiges, oft gelbliches Aussehen. Das Vorrücken der Zähne erfolgt anfangs sicher blos als reine Wachsthumerscheinung, da wir es auch beim Embryo wahrnehmen, der noch keine Nahrung zu sich nimmt. Später kommen wohl die mit der Nahrungsaufnahme verbundenen Zerrungen unterstützend hinzu.

In der embryonalen Radula sind die vordersten Zähne, als die jüngsten, am kleinsten, weil inzwischen das Thier an Umfang zugenommen hat. Bei der erwachsenen Schnecke ist es umgekehrt, hier sind die vordersten Zähne, soweit sie nicht abgenutzt sind und verloren gehen, die grössten. Die Odontoblastengruppen können mehrmals hintereinander zur Zahnbildung verwandt werden. Nach und nach werden sie ersetzt, und zwar aus demselben oberen hinteren Zellcomplex, welcher auch das Deckenepithel, das Schmelzorgan, erneuert.

Die elastische oder Submembran ist mit der stärkeren Basalmembran nicht eben fest verbunden. Am Uebergang in den Pharynx, wo sich die Radula ausbreitet, wird der Zusammenhang noch loser, indem die Submembran sich fasrig auflockert. Eine besondere Derbheit und Differenzirung erhält diese Membran bei den Heteropoden unmittelbar an den Seiten der Raspel. Hier wird sie verdickt, und die Marginalzähne sitzen auf besonderen verdickten Knöpfen (XXXII. 9); im Querschnitt erscheint sie wie ein Stab mit Gelenkköpfen, und Roessler bezeichnet sie als Chitinstab. Beim Auseinanderbreiten der Platte drücken die Knöpfe von unten her auf die Randzähne und bringen sie zum Auseinanderschlagen. Es ist wohl noch fraglich, ob diese Verdickung, also diese Stäbe, nicht auf eine verbreiterte Basalmembran zu schieben sind, da doch die Zähne mit ihrer Basis nirgends an die elastische Membran stossen.

Wenn wir somit im Ganzen über die Bildung der Raspel ganz gut unterrichtet sind, so bleiben im Einzelnen manche Unklarheiten.

Bei den Docoglossen sollte man wohl eine besondere Umbildung des Schmelzorganes annehmen, um die kräftig gefärbten, abbrechbaren Haken zu erklären. Doch scheint es sich hier mehr, im Zusammenhange mit der langen Radulascheide, um eine lange fortgesetzte, im Grunde gleichartige Abscheidung zu handeln; denn die Dunkelung der Zähne vollzieht sich sehr allmählich, so dass sie in der ganzen hinteren Hälfte der Scheide noch blass sind.

Eine besondere Schwierigkeit machen die Toxoglossen, zumal die Coniden. Ich habe zwar (nach Bergh) die Vermuthung ausgesprochen,

Digitized by Google

dass die Zahnbänder als ausgezogene Theile der Basalmembran zu deuten seien. Doch fehlt der Beweis. Ebenso ist die eingerollte Form der Zähne nicht leicht auf Odontoblastengruppen zu beziehen. Bergh giebt an, dass jüngere Zähne von Epithelzellenhaufen (im Querschnitt) ausgefüllt sind, ältere nicht mehr oder doch von älteren Zellen mit schlecht tingirbaren Kernen. Ist dieses Epithel auf die Odontoblasten zu beziehen oder auf das Schmelzorgan?

Am Wichtigsten scheint mir eine andere Frage. Was bedeutet der Borstenbesatz der Zähne der Hystrichoglossen oder Pleurotomarien? Wenn wir sehen, dass bei anderen Gastropodenordnungen sich viel weniger Zellen an der Bildung eines Zahnes betheiligen, ja dass wohl eine Zelle genügen kann, dann scheint die Menge der Odontoblasten, die bei den Vorderkiemern zum Aufbau eines Zahnes zusammentreten, einen secundären Zustand zu bedeuten. Es ist wohl anzunehmen, dass ursprünglich jede Zelle einen Zahn, zunächst vielleicht borstenartig, bildete, und dass nachher erst eine Anzahl sich vereinigte, um ein kräftigeres Organ herzustellen. Die Borsten der Hystrichoglossen dürften den ursprünglichen Zustand noch aufweisen.

3. Der knorpelige Stützapparat und die Musculatur der Radula.

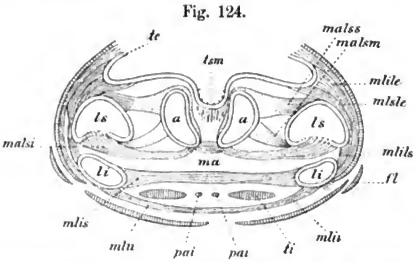
Selbstverständlich haben über den Zungenknorpel und die Zungenmusculatur zahlreiche Autoren sich geäussert, von Cuvier an, etwa Leydig, Huxley, Troschel, Geddes, Bergh, Garnault, Boutan, Bernard, Wegmann, Malard, Gibson, Willcox, Oswald. Ich folge in der Hauptsache Amaudrut, welcher in jüngster Zeit das Thema in übersichtlicher Durchführung behandelt hat (s. o.). Die älteren Autoren legten zunächst Werth auf die histologische Untersuchung des Knorpels. Bald trat die Erkenntniss hinzu, dass der Stützapparat nicht aus einem einzigen, hufeisenförmigen Stück bestehe, sondern aus zwei getrennten, ja dass jedes Antimer wiederum gegliedert sein kann. Doch lauten die Angaben über Zahl und Form der Glieder, da sie am einzelnen Object ohne vergleichende Grundlage gewonnen waren, meist widersprechend.

Die Radula, anfangs breit, verschmälert sich mehr und mehr bei höherer Entwickelung, wie oben ausgeführt. Damit geht eine Vereinfachung im Stützapparate der Knorpel und der diese verbindenden Muskeln Hand in Hand, nur die Muskeln zur Bewegung und Einstellung der Radula bleiben constant. Die Knorpel, anfangs jederseits vier, verschmelzen erst beiderseits untereinander, und schliesslich vereinigen sich auch die beiden Antimeren vorn, so dass aus den acht ursprünglichen Stücken sich ein einziges ergiebt. Die Reihe ist indes keine völlig zusammenhängende, am wenigsten an der Wurzel. *Patella* zeigt, wiewohl ein Seitenzweig, allein die stärkste Gliederung, schon die Diotocardien haben Verschmelzungen, ebenso *Chiton*, bei dem ausserdem durch histo-

Digitized by Google

logische Vorgänge im Innern die Knorpel zu hohlen Blasen geworden sind. Die Knorpel von *Patella* sind jederseits ein vorderer (*a. Cartilago anterior*), ein hinterer *(p. Cart. posterior)*, ein seitlicher oberer (*ls. Cart. lateralis superior*) und ein seitlicher unterer *(li. Cart. lateralis inferior)*. Die ersten stossen vorn in der Mittellinie zusammen, *p* schliesst sich an die auseinandertretenden Hinterenden von *a* an, *ls* und *li* liegen vorn seitlich, *ls* reicht weiter nach hinten als *li*. Der verwickelte Muskelapparat besteht aus drei Quermuskeln, die beiden unteren spannen sich zwischen den seitlichen Knorpeln von rechts und links aus, der obere zwischen *ls* und *a* (*ls — a — a — ls*). Ausserdem sind *a* und *ls* jederseits durch ein oberes und ein unteres Knorpelmuskelband verbunden, dazu kommt jederseits ein Quermuskel zwischen *ls* und *li*. Von Längsmuskeln liegen zu äusserst jederseits zwei *p — ls* und *p — li*. Zwischen den beiden unteren Quermuskeln ziehen die starken unteren Radulaspanner (Spannerder elastischen Membran, die sich über das Radulaareal hinaus verbreitert) von *p* nach vorn, zwei schwächere Papillarmuskeln (s. u.) gehen zwischen ihnen vom Vorderende der Radulascheide nach hinten zur Körperwand. Obere Radulaspanner gehen von den seitlichen Knorpeln aus nach aussen und oben. Von *li* endlich gehen Beuger nach vorn und aussen zur Leibeswand.

Fig. 124.



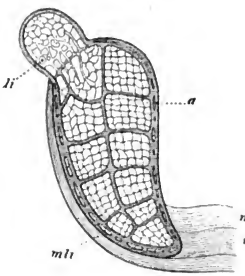
Querschnitt durch den Bulbus von *Patella*. *a Cartilago anterior*. *ls Cart. lateralis superior*. *li Cart. lateralis inferior*. *ma* Muskel zwischen den beiden Vorderknorpeln. *malsi*, *malsm*, *malss* unterer, mittlerer und oberer Muskel zwischen dem Vorder- und dem oberen Seitenknorpel. *mlis*, *mlii* oberer und unterer Muskel zwischen den beiden unteren Seitenknorpeln. *mlils* Muskel zwischen dem unteren und oberen Seitenknorpel. *mlile* Muskel vom unteren Seitenknorpel *li* zur elastischen Membran *le*. *tsm* oberer Radulaspanner (*tensor superior*). *ti* unterer Radulaspanner (*tensor inferior*). *pai* untere Papillarmuskeln *(Musculi papillares inferiores)*. *fl* Knorpelbeuger *(flexor cartilaginis)*. Nach Amaudrut.

Bei den Neritiden rückt der untere Seitenknorpel *(li)* durch eine Drehung nach vorn und oben und verschmilzt von hinten nach vorn mit *a*, so zwar, dass sich bei *Nerita* die Verschmelzung blos auf die homogene, von einer mittleren Einlagerung flacher Zellen durchsetzte Hülle bezieht, bei *Navicella* aber vollständig wird. Theils durch die dicke Hülle, theils durch regelrechte Vertheilung der Intercellularsubstanz in der Längs- und Querrichtung erhält der Knorpel eine besondere Festigkeit. *ls* legt sich in seiner Drehung nach oben, innen und hinten auf die Seitenränder von *a* hinter *li*. Die Muskeln zwischen *ls* und *a* verschwinden.

Digitized by Google

Die Quermuskeln, ursprünglich drei Lagen, rücken in eine zusammen, wobei die oberste Schicht ein homogenes Band darstellt; darunter liegt die Muskelschicht *a—a*, darunter endlich die beiden unteren, in eine verschmolzenen Lagen *li—li*. Die Insertionen erleiden entsprechende Verschiebungen. Vorn seitlich enthalten die Knorpelhüllen schwarzes Pigment. — Ein kleiner unpaarer überzähliger Knorpel, welcher nach Lenssen bei *Neritina fluviatilis* ohne Zusammenhang mit den typischen Stücken median in der Oeffnung des Hufeisens liegt, kann blos als Neuerwerbung gelten, die der Nachprüfung bedarf.

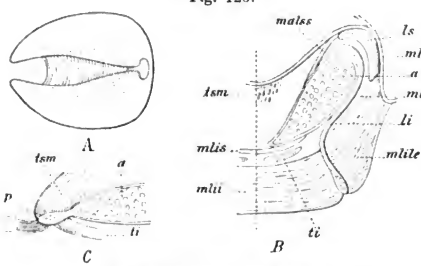
Fig. 125.



Querschnitt durch den Stützapparat von *Navicella Janelli*. Buchstaben wie bei der vorigen Figur. Nach Amaudrut.

Turbo und *Trochus* treiben die Verschmelzung noch weiter, *li* ist mit *a* vorn durch die derbe Hülle, weiter hinten, wo die Hülle fehlt, durch Verschmelzung selbst verbunden. *a* und *a* hängen auf grosse Länge durch einen einzigen Quermuskel zusammen. Die Concentration geht noch etwas weiter bei *Fissurella*, während *Parmophorus* durch die starke Entwickelung der Hinterknorpel *p* etwas abweicht. Bei *Haliotis* entstehen dadurch unbedeutende Differenzen, dass sich die Hinterknorpel mehr unter die hintere Hälfte der Vorderknorpel legen. — Je fester der Knorpel, um so weisser erscheint er, im Allgemeinen zeichnet sich die obere vordere Seite durch ihren weissen Perlmutterglanz vor der unteren Hälfte der inneren Seite aus, die mehr grau erscheint.

Fig. 126.



Der Stützapparat von *Cypraea*. *A* Totalansicht. *B* Querschnitt. *C* Längsschnitt. Buchstaben wie bei den vorigen Figuren. Nach Amaudrut.

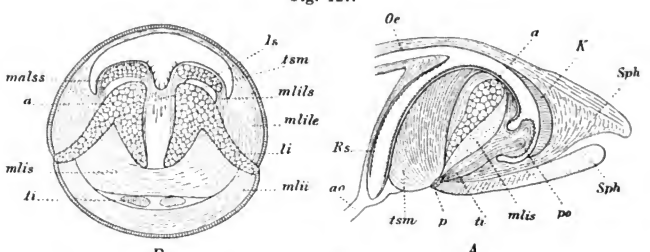
Stärkere Abweichungen, ihrer eigenartig primitiven Stellung entsprechend, bieten die Cypraeen. Die Knorpel bilden zunächst zwei einander zugekehrte, schräg gestellte Sensen, die vorn zusammenhängen. Die Hinterknorpel liegen gerade in der Verlängerung der vorderen und sind an der Uebergangsstelle mit ihnen verschmolzen; *ls* liegt kappenförmig über dem vorderen oberen Ende; *li* hat sich in verschiedenen

Digitized by Google

Richtungen erweitert, vorn ragt *li* unter *ls*, seitlich und unten bildet er einen breit abstehenden Flügel. Die Flügel sind von rechts nach links durch einen sehr starken unteren Quermuskel verbunden. Zwischen *a* und *ls* findet man noch trotz ihrem engen Aufeinanderrücken die untere Muskelverbindung. Der Vorderknorpel zeichnet sich vor den übrigen durch stärkere Zwischensubstanz und derbere Zellen aus. — *Ampullaria* kann man hier oder an die Diotocardien anreihen; die seitlichen unteren Knorpel, mit den vorderen verschmolzen, haben wie bei *Cypraea,* kräftige Flügel, zwischen denen die beiden unteren Quermuskeln sehr stark entwickelt sind. *ls* legt sich wieder vorn über *a*. Der ganze Zungenapparat kann sich jetzt viel mehr vorn aufrichten, als bei den niederen Formen, so dass sich die Radula fast um die Hinterknorpel als Mittelpunkt herumdreht.

Bei *Cyclostoma* sind die Verhältnisse ähnlich, *p* ist noch frei; bei *Paludina* verschmilzt *li* mit *a*, *ls* ist noch frei, wie schon vorher an die elastische Membran geheftet, also sehr reducirt. Bei *Bythinia* ver-

Fig. 127.



A Längs-, *B* Querschnitt durch den Pharynx von *Ampullaria insularum*. *A* nahe der Mitte. *k* Kiefer. *oe Oesophagus. po* Muskelpolster. Die anderen Buchstaben wie in den vorhergehenden Figuren. Nach Amaudrut.

schwindet *ls* ganz, seine Muskeln fassen an der Membran an. Jede Verschmelzung bringt natürlich die verbindenden Muskeln zum Schwinden. Bei den Proboscidiferen ist die Verschmelzung aller Knorpel vollständig. Die Vorderhälfte des geeinten Stückes bleibt frei von Muskelinsertionen. Es wird verlängert mit besonders freier Beweglichkeit der Zungenspitze.

In dieser Weise verhält sich auch der Knorpel der Heteropoden, der ein einheitliches, vorn höheres Stück darstellt. Von den Coniden bildet Amaudrut einen Querschnitt des Pharynx ab, bei welchem die Knorpel einfach der muskulösen Seitenwand fest anliegen, dazwischen durch Muskeln verbunden. Es bleibt gerade noch Raum für die Raspel. Auch Bergh hat die Knorpel gefunden, sie liegen als Wulst da, wo sich der untere hornförmige Blindsack ausstülpt (s. o.).

Digitized by Google

Das Gegenstück dazu bilden etwa die Janthinen, bei denen die grösste Freiheit der Zungenbewegung herrscht. Die Mittelzähne fehlen, ja es bleibt ein weiteres Mittelstück zahnfrei, so dass man meist jede Raspelhälfte für sich herauspräparirt.

Die Zungenknorpel sind schmal, hoch und getrennt, und die verbindende Membran, d. h die sich unter der Radula quer herüberspannenden Muskeln ziehen nicht horizontal, sondern so, dass sich von unten her eine breite Spaltlücke dazwischenschiebt (XXXII. 11). Es ist wahrscheinlich, dass sich beim Bewältigen grosser Bissen, z. B. einer ziemlich gleich grossen *Janthina*, diese Mittelmembran ausglättet und der Pharynx enorm erweitert. Die Knorpel unterscheiden sich in ihrem Bau wesentlich von denen der übrigen, sie sind relativ dünne Lamellen und bestehen im Querschnitt aus einer einzigen Lage übereinander geschichteter, abgeplatteter, derbwandiger, an Chordazellen erinnernder Knorpelzellen, während bei allen übrigen in jedem Knorpelquerschnitt eine Reihe von Zellen neben einander liegt. Diesen Zungenknorpeln entsprechen in Parallelstellung die Knorpel, die aussen unter den Kiefern liegen, und die gleichfalls im Querschnitt aus einer einzigen Zellsäule bestehen. Mit dieser Configuration hängt auch eine abweichende Bewegung der Radula zusammen, deren Vorderrand nicht über ein einheitliches Knorpelgerüst weggleitet, vielmehr schlagen sich ihre Hälften getrennt nach aussen über die vorderen Knorpelhälften weg, so dass die vorderen Zahnreihen nunmehr zwischen den Zungenknorpeln und den schützenden Kieferplatten liegen.

Die Rückbildung des Knorpelgerüstes bei den Gymnoglossen oder Aglossen bleibt noch zu untersuchen.

Die Radulaspanner *(tsm, ti)*, entspringen im Allgemeinen von den hinteren Theilen des Stützapparates und strahlen rings nach der elastischen Membran aus. Dabei lassen sie nur eine Stelle jederseits frei, wo die Knorpelbeuger abgehen. Danach zerfallen sie in obere und untere. Der untere Spanner entspringt jederseits auf der Unterseite der Hinterknorpel und zieht gerade nach dem Vorderende der Radula, so dass er sie etwa an dem vorn über die Stützplatte umgeschlagenen Theil von unten erreicht und bis zur Zungenspitze sich ausdehnt. Besonders mächtig bei *Ampullaria*, bildet er mit seinem Vorderende ein Polster unter der Zunge (Fig. 127 *po*). — Solche Polster, die verschiedentlich beschrieben werden, können auch durch besonders hohes Epithel erzeugt werden, bei *Neritina* durch hohe Cylinderzellen, denen schmale Becherzellen eingefügt sind (Lenssen). — Die oberen Spanner zerfallen in mediane und seitliche. Der mediane entspringt ebenfalls am Hinterknorpel auf der Innenseite, zieht gerade nach vorn und setzt sich unter dem vorderen Theil der Radulascheide an bis zur Zungenspitze, so dass er die obere, rinnenförmig eingesunkene Raspelpartie versorgt. Bei den Proboscidiferen verschiebt sich, nachdem der Hinterknorpel längst mit dem vorderen verschmolzen ist, sein Ursprung etwas nach vorn, er theilt sich hier in drei Bündel, von

Digitized by Google

denen die beiden hintersten von rechts und links stärker convergiren, als die vorderen. Auch die unteren Spanner sind hier in mehrere Bündel gegliedert. Der seitliche obere Spanner entspringt von der Aussenseite des Stützapparates in einer Längslinie. Bei den *Patellen*, wo die Knorpel noch sämmtlich getrennt sind, zerfällt er auch in entsprechende Bündel, die sich in ihrer Richtung ein wenig unterscheiden; namentlich gehen vorn von *ls* und *li* starke Einzelmuskeln aus (Fig. 124). Je mehr die Knorpel verschmelzen, um so gleichmässiger wird die Insertion, um so regelmässiger strahlen die Fasern nach dem Seitenumfang der elastischen Membran aus. Bei Ampullarien und Cypraeen nimmt der starke Muskel im Wesentlichen auf der Aussenseite des Seitenflügels seinen Ursprung. Bei den Proboscidiferen verkümmern die seitlichen Spanner mehr und mehr.

Die Beuger oder Protactoren (s. o.) entspringen einerseits an *li* aussen und unten und gehen andererseits zur Wand der Buccalhöhle und theilweise weiter bis zur Buccalöffnung, wo sie sich an der fleischigen Unterlage des Kiefers betheiligen. Auch sie verschieben ihren Ursprung allmählich nach hinten. So kommt es, dass bei den Diotocardien oder Aspidobranchien die Zunge nur eine Bewegung von vorn nach hinten ausführen kann, wie der Kolben im Rohre, während bei den höheren Formen ausserdem eine Torsion die Zungenspitze nach oben führt.

Die gesammte Muskulatur des Pharynx leitet sich von einer äusseren Längsfaserschicht und einer inneren, dem Epithel anliegenden Ringfaserschicht her, unter den mannigfachsten Modificationen. Die unteren Längsmuskeln bestehen bei *Haliotis* aus drei Lagen; die mediane ist der untere Radulaspanner. Dann kommt ein Flächenmuskel vom Hinterknorpel zum Munde über der Labialcommissur, zu äusserst ein freier Muskel, von der gleichen Richtung, doch unter der Labialcommissur endend, ziemlich inconstant. Hinter dem Hinterknorpel beschreiben die Muskeln Kreisbogen von einer Seite zur anderen. Der untere Radulaspanner wird noch unterstützt durch den Papillarmuskel, der median hinten unter der Radulascheide entspringt und sich vorn gabelt. Bei *Ampullaria* macht der Flügel des unteren Seitenknorpels allerlei Aenderungen nöthig, sodass man kaum die vorigen wiedererkennen kann. Die Bündel bleiben mehr in der Wand. Hinter den Flügeln laufen halbkreisförmige Bündel von rechts nach links, mediane Bündel umfassen die Radulascheide und laufen etwas nach vorn, zwei stärkere zwischen ihnen bis vor zum Munde, eine vierte Gruppe seitlich vor dem Flügel.

Die Ringsmuskulatur besteht aus einem vorderen Sphincter, aus den verschiedenen Quermuskeln zwischen den Knorpeln, aus den in ihrer Richtung verschobenen seitlichen Radulaspannern, die zum Theil an der elastischen Membran vorbei bis zur Decke des Bulbus ziehen, endlich aus den am meisten abweichenden mittleren oberen Radulaspannern, die schliesslich nur noch gerade nach vorn ziehen.

Die Umwandlung der einzelnen Muskelschichten kann zum Theil nur

Digitized by Google

unter starker Ablenkung der Richtung erfolgen. Für die von Amaudrut constructiv erörterte Umbildung ist noch der ontogenetische Beweis erwünscht.

Die Umhüllung der Radulascheide besteht aus zwei Lagen, die untere liegt eng dem Epithel an und verbreitert sich vorn unter der elastischen Membran, so dass die Spanner an ihr sich inseriren; die äussere gleicht einem Handschuhfinger, sie schliesst vorn, erweitert, die Buccalganglien ein, geht oben auf den Oesophagus über, findet in den aussen hervortretenden Knorpeltheilen ihre seitliche und unten im vorderen umgeschlagenen Radulaende ihre vordere Grenze. Beide Schichten sind in verschiedenem Umfange durch einen Blutraum getrennt, der mit der vorderen Aorta in offenem Zusammenhange steht. Bei *Patella* und den Neritiden mündet sie von oben her in ihn ein, bei *Haliotis*, *Cyclophorus*, *Ampullaria*, *Janthina* tritt sie von hinten heran. Bei diesen liegt also die Radulapapille ganz im Blutraum, bei den anderen hängen die beiden Schichten hinten zusammen, so dass nur ein Lacunensystem dazwischen bleibt. Die äussere Lage besteht aus Bindegewebe und Quermuskelfasern, sie entspricht also nicht der Längsmuskelschicht, sondern einer Bindegewebsmembran, welche ausserdem den ganzen Bulbus überzieht. Ebenso ist die innere Lage rein bindegewebiger Natur. Zwischen beiden findet man eine Längsmuskulatur, die indess vielleicht die Quer-, bezw. Ringfasern mit in sich aufgenommen hat. Diese Längsmuskulatur ist nach vorn in obere und untere Papillarmuskeln gesondert. Nur bei *Patella* tritt der untere Papillarmuskel von der Radulascheide weg und heftet sich an die Leibeswand an, beweist aber seinen Ursprung noch durch eine Scheide, die von der äusseren Bindegewebsschicht ausgeht. Die Papillarmuskeln, bald im Ursprung verschmolzen, bald getrennt, vorn meist weitergespalten, heften sich vorn verschieden an, der untere theils an der Radula als Verstärker des unteren Spanners, theils an dem knorpeligen Stützapparat, der obere theils an der Radula als Verstärker des oberen Spanners, theils am Anfang des Oesophagus. Die innere Bindegewebslage findet sich im Bulbus überall über dem Knorpelgerüst, in der Radulapapille verdickt sie sich oben, um den Pfropf zu bilden, der im Inneren Sternzellen hat, aussen aber immer transversale Fasern zeigt.

Durch die complicirte Muskulatur des Pharynx kommt es oft zu einer Nischenbildung in der Medianlinie zwischen Oesophagus und Radulascheide. Diese Nische, auf die hier und da Werth gelegt wird, hat wohl eine nebensächliche Bedeutung, sie entsteht lediglich durch eine quer vorspringende Muskelbrücke (vergl. Lang, II. Aufl. Fig. 266. 13).

Muskeln, die vom Hautmuskelschlauch an den Pharynx herantreten.

Von ausserhalb treten an den Bulbus heran: Retractoren der elastischen Membran, des Bulbus und der Radulapapille. Die Retractoren der

Digitized by Google

elastischen Membran haben ihr Vorderende am Vorderende der Basalmembran, nach innen von den unteren Papillarmuskeln, bei *Parmophorus* nach aussen davon, bei *Cyclostoma* sind sie vorn zu einem Bündel vereinigt. Das Hinterende liegt an den Pedalganglien, oder hinter ihnen bei *Cyclostoma*, oder ein Stück davor am Rüssel bei *Buccinum*. Die Retractoren des Bulbus und der Radulascheide sind anfangs ein einziges Bündel, später zwei Paar. Das einzige Bündel bei *Haliotis* geht vom Columellaris über die vordere Pedalcommissur zur Wurzel der Radulascheide und den Hinterknorpeln. Bei *Parmophorus* geht die Zerlegung hinten schon weit, ein medianer Muskel, der Radularetractor, entspringt hinter der Commissur, je zwei laterale, aussen von den Pedalsträngen von einem Bindegewebspolster. Bei *Paludina* ist die Trennung vollkommen, zwei Papillarretractoren und zwei Bulbusretractoren mit bilateralsymmetrischen hinteren Insertionen, die letzteren weiter nach hinten, sie spalten sich vorn, der eine Zweig fasst hinten am Bulbus an, der andere schwächere am Anfang des Oesophagus. Bei *Valvata* entspringt nach Bernard jederseits aus der Leibeswand ein Muskel, der sich sofort in zwei spaltet, der eine tritt schräg nach vorn, der andere schräg nach hinten an den Bulbus heran. Bernard bezeichnet sie als Retractor und Adductor. Bei den Proboscidiferen sind die Retractoren im Allgemeinen reducirt, anfangs entspringen sie noch hinter dem Schlundringe, später davor aus der Rüsselwand; dabei kommen verschiedene Verschmelzungen vor. Bei Rhachiglossen wird vielfach noch ein langer, schmaler Pharynxretractor gezeichnet. Bei Toxoglossen mit ihrem festgelegten Bulbus scheinen auch die letzten Reste verschwunden.

Der Fressact.

Der Fressact vollzieht sich im Allgemeinen so, dass der Bulbus regelrechte Kolbenstösse von hinten nach vorn und die Zungenspitze gleichzeitige Drehbewegungen ausführt nach unten und zurück bis zum Oesophaguseingang. In der Vorwärtsstellung fassen die Zähne der Zungenspitze den Bissen von unten, dann wird er hineingezogen, durch Druck gegen den unbeweglichen Kiefer, wo ein solcher vorkommt, abgeschnitten und, ohne irgendwie im Bulbus zu verweilen, in den Oesophagus geschoben. Die Radula erleidet dabei keinerlei Verschiebung auf ihrer Unterlage. Die Bissen rücken im Oesophagus weiter, theils indem der neuankommende die früheren zurückschiebt, theils durch Eigenbewegung des Oesophagus. Der Kolbenstoss nach vorn erfolgt durch alle Längsmuskeln des Bulbus, welche sich vorn am Munde und an seiner Umgebung befestigen, wobei gleichzeitig die Beuger der Radula die drehende Senkung der Zungenspitze veranlassen. Dann erschlaffen die Längsmuskeln, und die Ringmuskeln, einschliesslich der Zungenspanner, beginnen ihr Spiel von vorn nach hinten; zuerst schliesst der Sphincter den Mund und bewirkt das Abschneiden des Bissens, der weiter zurück-

Digitized by Google

geschoben wird. Da die oberen und seitlichen Radulaspanner stärker sind als die unteren, drehen sie die Zungenspitze nach dem Oesophagus zu; namentlich tragen hier die hinteren Bündel, die noch an der Radulapapille seitlich vorn anfassen, dazu bei, das Ende der Papille nach unten und hinten zu schieben; und da die Papillarmuskeln das Vorderende der Papille mit dem Anfang der seitlichen Schlundwände verbinden, so bewirken sie zugleich, wenn die Zungenspitze am Oesophagus ankommt, dessen Erweiterung zur Aufnahme des Bissens. Da die Retractoren des Bulbus besonders an dessen Unterseite anfassen, bewirken sie endlich eine drehende Senkung dieses Hinterendes beim Rückstoss. — Bei den niederen Prosobranchien mit ihren paarigen, nach Art einer Muschelschale oben durch ein elastisches Band verbundenen Kiefern ist, der vorderen Lage des Schlundeinganges entsprechend, die Kolbenbewegung des Bulbus nach vorn und rückwärts viel geringer; die Zungenspitze bleibt hinter den Kiefern. Die Kiefer besorgen das Abschneiden des Bissens. Durch die Knorpelbeuger wird die Zungenspitze ausgebreitet, umgekehrt faltet sich die mehr auf die Mitte der elastischen Membran beschränkte Radula beim Rückzug durch die Wirkung der oberen Spanner ein. Dabei fassen die seitlichen Pfriemenzähne der Rhipidoglossen und die beiden Marginalzähne der Taenioglossen von beiden Seiten bürstenartig zu und transportiren den Bissen das kurze Stück bis zum Schlundeingang gerade nach hinten. Die Reduction der Kiefer bei den höheren carnivoren Formen giebt wieder der Zungenspitze eine grössere Beweglichkeit, die Seitenzähne der Rhachiglossen breiten sich aus wie die Mandibeln eines Raubkäfers, beim Rückzug werden sie unter entsprechend stärkerer Ausbildung der dorsalen Zungenmuskeln (Oswald) gegeneinander geklappt und mit dem Bissen nach hinten geführt.

Aehnlich verhalten sich die Seitenhälften der Janthinenradula.

Ueber die Mechanik der Toxoglossen, die ihre Radula nicht bis an die Rüsselspitze vorschieben können, fehlt jede solide Vorstellung. Man hat wohl anzunehmen, dass die Zahnbänder ein weites Vorschieben der vordersten Zähne gestatten. Für die Nahrungsaufnahme selbst muss aber wohl bei solchen Rüsseln ein Saugact angenommen werden, bei dem vermuthlich die Muskelbündel, welche das Buccalrohr mit der Rüsselscheide verbinden, mit in Function treten, um das innere Rohr zu erweitern. Schon die seitliche Lage des Pharynx, durch welche das Buccalrohr mit dem Oesophagus einen geraden Schlauch bildet, spricht für solchen Gebrauch.

4. Die Buccaltaschen und die Speicheldrüsen. (XXXIII—XXXIX.)

Das Kapitel von den Drüsen, die bei der Erlangung der Nahrung behülflich sind, gilt mit Recht als eins der am wenigsten geklärten. Unter dem Sammelnamen der Speicheldrüsen verbergen sich, wie es scheint, ganz heterogene Drüsen, die höchstens in der Eigenschaft von

Digitized by Google

Ectodermeinstülpungen in oder am Proctodaeum ihre Gemeinsamkeit begründen.

Es handelt sich um bald ein, bald zwei Paare von Drüsen, die in Form, Structur, Gliederung, Verschmelzung, und vor Allem in dem Ort ihrer Ausmündung verschiedenen Schwankungen unterliegen. Wie mir scheint, giebt der Ort der Mündung die beste Basis ab, um sich durch das Gewirre hindurchzufinden. Man wird zu trennen haben zwischen Drüsen, welche in den Pharynx sich öffnen, und solchen, deren Mündung median unter und vor dem Mund liegt. Man kann wohl den ersteren mit Haller den indifferenten Namen der Buccaldrüsen geben; die letzteren haben keine gemeinsame Bezeichnung bisher, ich rechne hierher die secundären Speicheldrüsen, „glandes annexes" der Rhachiglossen (Bouvier, Amaudrut) und fraglich die Schnauzendrüse der Toxoglossen (Bergh).

Die Schwierigkeiten der Beurtheilung sind hauptsächlich in den Structurdifferenzen zu suchen, welche in beiden Drüsengruppen herrschen und Vertreter der einen Gruppe mit solchen der anderen auf Grund analoger Ausbildung in die gleichen Formen treiben; sie liegen ausserdem in der Thatsache, dass die Buccaldrüsen, und zwar abermals auf verschiedener morphologischer Grundlage, in wechselnder Zahl auftreten können, als ein oder zwei Paar. Die Vierzahl kann also ebenso gut auf der Verdoppelung der Buccaldrüsen beruhen, als auf der gleichzeitigen Entwicklung von buccalen und accessorischen Drüsen; — Gründe genug, die eine klare Einsicht bis jetzt erschwerten.

Die meisten Autoren, die die innere Anatomie behandelten, haben auch der Speicheldrüsen kurz gedacht; ausführlichere Berücksichtigung verdanken wir theils den modernen monographischen Arbeiten, zuerst Bouvier, dann Haller, Bernard, Garnault u. a., theils in grösserer Uebersicht Bouvier und Amaudrut. Namentlich der erstere hat nebst Haller sein besonderes Augenmerk auf diese Frage gerichtet, die indess noch mancher Sichtung bedarf.

α. Die Buccaldrüsen.

Dem Baue nach kann man, wie mir scheint, zwei oder drei verschiedene Kategorien von Speicheldrüsen aufstellen, acinöse und tubulöse, und dazu wohl noch sackförmige. Die Unterschiede dürften aber doch nur secundärer Natur sein.

Auf unterer Stufe finden sich wohl an kurzem Ausführungsgange eine Anzahl lockerer, auch verzweigter Schläuche. Allmählich verlängert sich der Gang, und die Schläuche bilden, indem sie sich dichter drängen und ineinandergreifen, eine compacte, mehr oder weniger acinöse Masse. Ja die beiden Speicheldrüsen von links nach rechts können ebenso verschmelzen. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich alle diese Formen als acinöse Drüsen zusammenfasse, im Sinne der Autoren. Die tubulösen Drüsen bilden lange Schläuche, gestreckt, höchstens in der Hinterhälfte gekrümmt, in eben dieser Hälfte mehr oder weniger spindelförmig

Digitized by Google

erweitert. Vielleicht kann man von einzelnen klargelegten Fällen aus den erweiterten Schluss ziehen, dass diese Form von den acinösen sich nur durch die Structur der Wand unterscheidet. An Stelle des feinen Bindegewebsüberzuges ist eine Muskelhülle getreten; und man geht wohl in der Vermuthung nicht zu weit, dass alle diese Drüsen im Stande sind, ihren Inhalt auszuspritzen. Daraus folgt die weitere Vermuthung, dass der Inhalt irgendwelche Bedeutung für die schnellere Ueberwältigung der Beute hat, also irgend ein Specificum enthält. Unter den tubulösen Drüsen verbergen sich übrigens ganz heterogene Elemente. Die sackförmigen Speicheldrüsen endlich stellen eine Combination der beiden anderen Kategorien dar. Der Ausführgang nimmt eine Menge kurzer Schläuche auf, welche alle zusammmen eine gemeinsame Muskelhülle haben. Diese sind erst recht im Stande, eine grössere Secretmenge willkürlich auszuspritzen.

In den einfachen Formen liegen Speicheldrüsen und Gänge hinter dem Schlundringe. Wenn sich dann, bei den Taenioglossen, die Schnauze verlängert und der Pharynx durch den Schlundring nach vorn hindurchtritt, gehen ebenso die Speicheldrüsen durch den Ring. Indess nicht immer. Oft liegen die Drüsen über dem Ringe, wobei man wohl eine nachträgliche Zunahme der Drüsen, nachdem sie durch ihn nach vorn hindurchgetreten waren, anzunehmen hat. Bei den Taenioglossen mit langem Rüssel, der im ausgestülpten Zustande den Pharynx an der Spitze hat, und bei den Rhachiglossen namentlich, liegen die Drüsen weit zurück, sie bleiben an Ort und Stelle, während die langen Speichelgänge die Verschiebungen und Bewegungen des Rüssels mitmachen.

Eine andere Verschiebung hängt mit der Aufwindung des Vorderkörpers zusammen. Anfangs sind die Speicheldrüsen so gut wie symmetrisch. Je weiter sie, unter Verlängerung der Gänge, nach hinten rücken, um so unähnlicher werden ihre Umrisse. Zugleich fallen sie in die Torsionsebene, und die rechte Drüse, stärker nach oben und links verschoben, pflegt über die linke hinwegzugreifen. Welche Drüse weiter nach hinten reicht, lässt sich nicht von vornherein bestimmen, bald die rechte, bald die linke. Bei den Coniden liegt die völlig verschmolzene Drüsenmasse ganz auf der linken Seite vom Oesophagus.

Gelegentlich werden die Speicheldrüsen stark reducirt, bis zum Schwunde. Die meisten Parasiten haben sie verloren, doch ohne bestimmte Regel; so sind sie nach Kükenthal bei *Thyca pellucida* sehr schwach entwickelt, bei *Thyca ectoconcha* dagegen enorm. Reductionen finden sich bei den Toxoglossen, Bouvier vermisste sie bei Terebra-Arten, Bergh bei *Conus vexillum*, ebenso auch bei Lamellariiden, speciell bei *Chelyonotus*. Besonders unklar liegen noch die Verhältnisse bei den *Neritiden*.

Die Mündung geschieht in den Pharynx. Bei den Diotocardien, auch noch bei alterthümlichen Monotocardien hat der Pharynx an der Decke neben und vor dem Schlundeingange zwei längliche, ovale Aus-

Digitized by Google

sackungen, die Buccaltaschen, die zumeist wieder im Innern in eine vordere und hintere Abtheilung zerfallen. Sie liegen innerhalb der oberen Leitwülste. Die hintere Abtheilung kann, an Stelle der hinteren Speicheldrüse, selbst drüsige Wände haben, wie erwähnt wurde. Auf Grund solcher Auffassung entsteht eine Schwierigkeit Haller gegenüber, der eine Reihe seitlicher, kleiner, unregelmässiger Aussackungen am Oesophagus von *Patella magellanica* und Verwandten als hintere Buccaldrüse anspricht.

Bei höheren Formen, speciell Rhachiglossen, liegt die Einmündung der Speichelgänge nach Oswald nicht mehr an der ursprünglichen Stelle oben neben dem Oesophagus, sondern sie ist nach unten, auf den Bogen der Mundhöhle verlagert, was freilich blos an Schnitten erkannt werden kann.

Die Speichelgänge sind, wie erwähnt, von sehr verschiedener Länge, am längsten bei den Rhachiglossen; bei den Toxoglossen, wo der Pharynx fest hinter dem Buccalrohr liegt, wieder ganz kurz. Bisweilen erleiden sie besondere Umbildungen, indem ihr proximaler Theil dicker und drüsiger ist, als der distale. Besonders stark wird diese Differenzirung bei den sackförmigen Speicheldrüsen der höheren Taenioglossen (der longicommissuraten Neotaenioglossen). Hier ist der proximale Theil unmittelbar an der sackförmigen Drüse so stark erweitert, dass er zunächst wie eine gewöhnliche Speicheldrüse aussieht. Im Extrem treibt er hier sogar tubulöse Aussackungen.

Während die Gänge anfangs in die Buccaltaschen und weiterhin frei neben dem Oesophagus und den Buccalganglien in den Pharynx münden, verläuft ihr distaler Theil bei vielen Rhachiglossen vollkommen verborgen in der Schlundwand eingeschlossen (s. u. Fig. 130 A, Fig. 132 A).

Von Einzelheiten mögen noch folgende Erwähnung finden.

Die **Buccaltaschen,** von Wegmann „poches linguales oder latérales" genannt, sind besonders grosse, milchweisse Vorsprünge bei *Patella* und *Haliotis*. Bei *Acmaea* sind sie ebenso vorhanden, doch ohne nach oben sich vorzuwölben. Willcox lässt sie dadurch sich abgrenzen, dass an der Decke über der Radula neben der Medianlinie zwei Längsleisten vorspringen. Die Furche zwischen ihnen bildet den Anfang des Schlundes, die seitlichen Ausbuchtungen aussen von ihnen die Buccaltaschen. Amaudrut giebt solche, von aussen sichtbar, noch von *Parmophorus, Fissurella, Turbo, Nerita* an, doch durchweg viel kleiner, als bei *Haliotis*. Untersuchung von Querschnitten würde wohl die Reihe vergrössern. Das Epithel ist nach Willcox an der Decke der Taschen höher und secretorisch, an den Seiten niedriger, unten wieder höher, hier mit Cuticula, die schliesslich in die allgemeine Cuticula des Pharynx übergeht. Bei *Haliotis* haben nach Amaudrut die Taschen schon macroscopisch ein drüsiges Aussehen, bei *Fissurella* beschränkt sich dieses auf die abgegrenzte hintere Partie mit faltigen Vorsprüngen im Innern, während der vordere Abschnitt glatt und dünnwandig bleibt.

Digitized by Google

Die Rhipidoglossen haben je ein Paar halb acinöse, halb tubulöse Speicheldrüsen, die in den vorderen Abschnitt der Buccaltaschen münden. Sie sind bei *Haliotis* nicht gross, aus einer Anzahl kurzer Blindsäcke zusammengesetzt. Bei *Parmophorus* verzweigen sie sich stark, bei *Turbo* sitzt ein Büschel z. Th. verzweigter Röhren dem kurzen Speichelgange an, der sich distal erweitert. Bei *Puncturella (Cemoria)* bleiben sie nach Haller unbedeutend. *Nerita* hat sowohl nach Amaudrut, als nach Haller ein Paar derber, weiter zurück am Magen gelegener Speicheldrüsen mit langen Gängen, ganz vom Habitus gewöhnlicher Taenioglossen, Pulmonaten etc. Um so auffälliger ist es, dass Bergh bei *Neritella* keine eigentlichen Speicheldrüsen fand, ebenso fehlen sie bei *Titiscania*, wo allerdings der Anfang des Schlundes stark drüsig ist. Das, was er als eine grosse, unpaare Buccaldrüse beschreibt, möchte ich dagegen bereits dem Oesophagus zurechnen (s. u.). Damit kommen wir auf ähnliche Verhältnisse bei *Neritina*. Von dieser hatte Claparède paarige Speicheldrüsen und Speichelgänge beschrieben, die ersten allerdings unter dem Schlunde verschmolzen. Lenssen's jüngste Darstellung lässt eigentliche Speicheldrüsen vermissen, wenn er auch entsprechende Theile in Abschnitten der Schlundtaschen vermuthet. Ich glaube auch diese Partien zu besserer Klarheit nur den Schlundtaschen zurechnen zu sollen, wodurch Uebereinstimmung mit der verwandten *Titiscania* erreicht wird.

Die Docoglossen setzen der Deutung allein Schwierigkeiten entgegen; sie sind die einzigen, welche mit Sicherheit zwei Paare getrennte Buccaldrüsen haben können; dabei aber bleibt es unklar, ob die beiden Paare auf denselben Ausgangspunkt der Buccaltaschen zurückgehen, oder ob das hintere Paar, das nach Haller eine verschiedene Structur hat, nicht, wie die Buccaltaschen, aus den oberen Leitwülsten sich entwickelt hat, sondern vielmehr aus der seitlichen Drüsenkrause. In letzterem Falle würde ich sie hier zurück- und den Schlundtaschen (s. u.) zuweisen. Die Entscheidung steht hier noch aus. Die Thatsachen sind etwa die folgenden.

Gibson bildet bei *Patella vulgaris* eine dicke verschmolzene Drüsenmasse ab, aus der vier echte Speichelgänge nach vorn gehen, in die Buccaltaschen; ähnlich Amaudrut (XXXIII. 1). Haller entwirrt bei *P. coerulea* die Drüsenmasse und zerlegt sie in ein Paar vordere und ein Paar hintere, die ersteren reichen weiter nach hinten, beide sind stark acinös.

Um so mehr fällt es auf, dass derselbe Autor bei *P. magellanica* nur ein Paar abbildet, gross mit relativ langem Gange. Die Auffassung, dass die hintern Drüsen durch kleine Drüsenaussackungen des Oesophagus dargestellt werden, habe ich lieber zurückgewiesen; damit fällt die gleiche Auffassung Willcox's bei *Acmaea*. Auch hier ist nur ein Paar vorhanden. Ebenso hat *Ancistromesus* nach Haller nur ein Paar kleine typische Drüsen. Bei *Lottia* sind nach demselben die hinteren Drüsen derb und kurz, die vorderen schlank, bei *Nacella* und *Scurria*(?) sind auch die hinteren schlank, bleiben aber kleiner als die vorderen.

Digitized by Google

Unter den Taenioglossen sind im Allgemeinen die üblichen beiden Speicheldrüsen verbreitet, allein manche Schmarotzer und Lamellariiden scheinen ihrer entrathen zu können (s. o.). Andererseits kommen allerlei Complicationen vor, die bei den Longicommissuraten und bei den Ptenoglossen sich in verschiedener Richtung steigern. *Valvata* hat nach Bernard ein Paar lange Schläuche, die seitlich etwas ausgebuchtet sind. *Littorinida* würde, der alten Abbildung zufolge, nicht tubulöse Drüsen haben (XXXVI. 6). Die verbreitetste Form ist die acinöse, bei Architaenioglossen und Brevicommissuraten, bei den Cypraeen (Haller), bei *Cyclophorus* (Amaudrut), bei *Xenophorus* (Amaudrut, Bergh) u. s. w. Bei *Ampullaria* sind sie massig, abgestumpft viereckig, hinten grob ausgezackt (Amaudrut), wie denn hier auch noch ein letzter Rest von Buccaltaschen sich zu finden scheint, klein und verschmolzen bei *Sigaretus*, bei *Crepidula* länger, je nach dem Functionszustande bald schlank, bald dick und massig, wie die Windungen der Hirnrinde, mit kurzen Speichelgängen. Bei *Strombus* und *Terebellum* sind sie lang und schlank, die Speichelgänge treten nach Bergh nicht durch den Schlundring, sondern darüber hinweg. Kurz und schwach verzweigt sind sie bei Pteroceras nach M. Woodward. Compact giebt sie Panceri für *Ranella gigantea* an. Sonst werden sie bei diesen höheren Formen, speciell den Doliiden und Tritoniden sackförmig, wobei dem nächsten proximalen Abschnitt des Speichelganges noch ein einfach acinöser oder derber Theil aufsitzt. Ja für eine unbestimmte Ranella-Art meldet Haller sogar, auf der rechten Seite wenigstens, eine dreifache Gliederung. Dabei ist die Form der Säcke wechselnd, meist mit glatter Oberfläche, doch auch eingeschnitten, in den Umrissen meist wohl durch die Einwirkung der Nachbarorgane im Alkohol verdrückt. Besonders gross und nierenförmig sind sie bei *Dolium* (Fig. 112), die rechte etwas grösser, die Unterseite verschiedentlich eingedrückt. Die weisse glänzende Haut des Sackes ist muskulös, wie denn für *Dolium* das Ausspritzen des Secrets nachgewiesen ist. Im Innern findet sich am Hilus ein Reservoir, um das sich die Drüsenschläuche in regelmässiger Anordnung gruppiren. Ihre blinden Enden strahlen gegen die convexe Seite aus, auch diese einzelnen Schläuche sind von einem Netz von Muskelfasern umsponnen (Panceri). Der folgende, normale Abschnitt ist meist einfach massig, bei *Triton nodifer* mannichfach aufgeknäuelt. Für *Cassidaria echinophora* zeichnet Panceri einen tubulösen Drüsenbesatz, während bei *C. tyrrhena* nach Amaudrut die eine sackförmige Drüse vollkommen in zwei geschieden ist, deren Ausführgänge sich nachher vereinen. Hier sitzt der gewöhnliche acinöse Abschnitt in Form einer länglichen compacten Masse auf.

Wie mir scheint, sind die Ptenoglossen hier anzuschliessen, allerdings nicht in einfacher Linie, ihrer sonstigen Divergenz entsprechend. *Solarium* (XVII) hat nach Bouvier gewöhnliche Speicheldrüsen mit langen Speichelgängen, aber diese verschmelzen auf eine Strecke weit zu einem einzigen Gange, wobei erst durch Schnitte festzustellen bleibt, ob

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXII.

Radula. Radulagerüst. Pharynx.

Digitized by Google

Fig. 1—4 Zungenknorpel und dazu gehörige Muskeln.

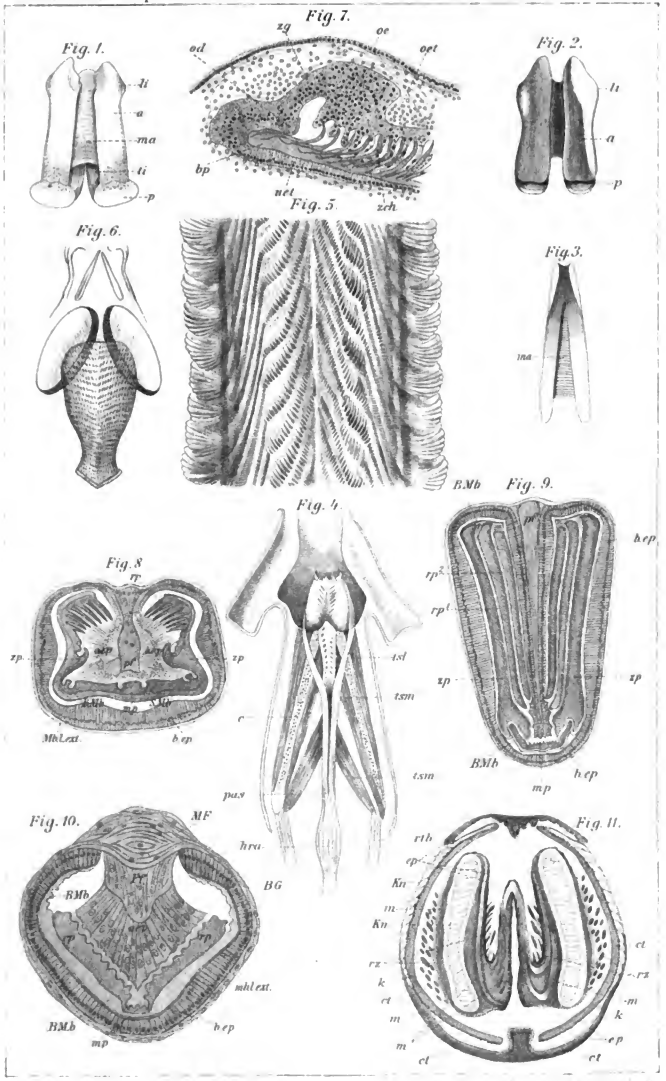
a Vorderknorpel, *Cartilago anterior, li* unterer Seitenknorpel, *Cart. lateralis inferior, p.* Hinterknorpel, *Cart. posterior, c* verschmolzener Knorpelbalken, *hra* Hinterende der Radulascheide, mit dem Retractor derselben, *ma* Quermuskel zwischen den Vorderknorpeln, *pas* oberer Papillarmuskel, *rtb* Knorpelretractor, *ti* unterer Spanner, *tsl* oberer seitlicher Spanner, *tsm* oberer, in zwei Bündel gespaltener Spanner.

Fig.

1. *Nerita tessellata.*
2. *Turbo coronatus.*
3. u. 4. *Buccinum undatum.*
5. Stück der Radula von *Pleurotomaria quoyana.*
6. Radula, Kiefer und Mundspiesse von *Scalaria Turtonae* Turt.
7. Ende der Radulascheide einer jungen *Paludina vivipara* im Längsschnitt, reicht oben bis zum Oesophagus. *bp* Basalplatte, *od* Odontoblasten, *oe* Oesophagus, *oet* oberes, *uet* unteres Epithel der Radula, *zch* Zähnchen.
8—10. Querschnitte durch die Radulascheide. *b ep* basales, *o ep* oberes Epithel, *B mb* Basalmembran, *mb l ext* Membrana limitans externa, *mf* Muskelfasern, *mp* Zwischenplatten, *pf* Füllgewebe der Radulascheide (Propf), *rp* Randplatten, *zp* Zwischenplatten.
8. *Neritina fluviatilis.*
9. *Pterotrachea coronata.*
10. *Fusus syracusanus.*
11. Querschnitt durch den Pharynx von *Janthina umbilicata. ct* Cuticula, *ep* Epithel, *k* Kiefer, *kn* Knorpel, *m* Muskel, *rz* Radulazähne.

Fig. 1—4 nach Amaudrut. Fig. 5 nach Bouvier und Fischer. 6 nach Sars. Fig 7. nach Bloch. Fig. 8—10 nach Roessler. Fig. 11 nach Simroth.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXIII.

Verdauungswerkzeuge von Docoglossen.

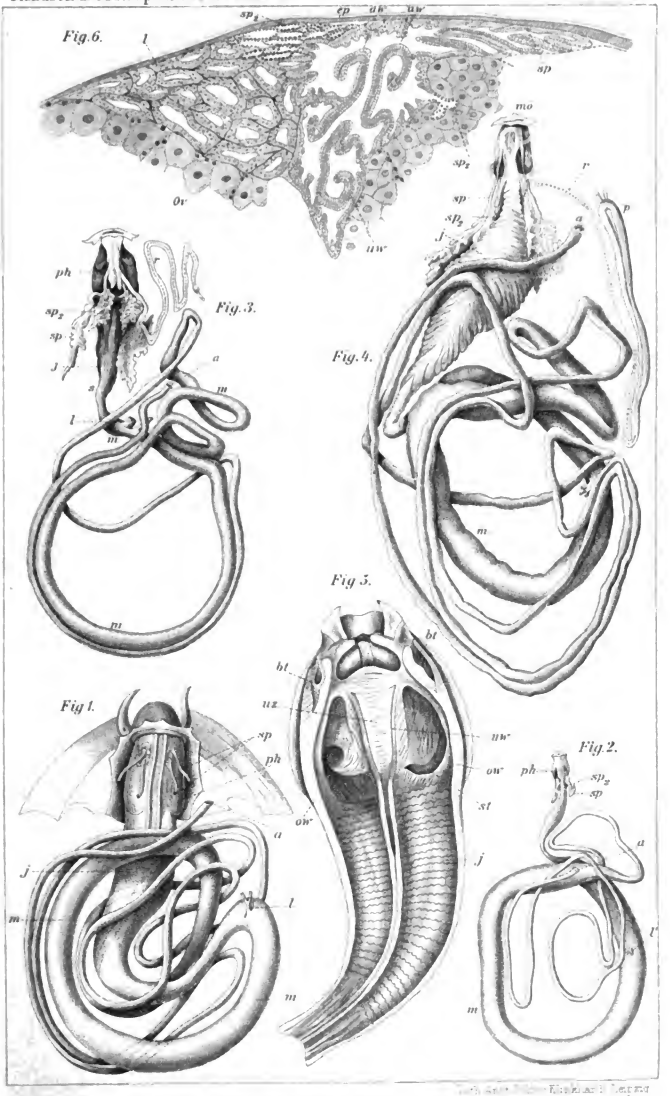
Digitized by Google

a After,
bt Buccaltaschen,
ep Epithel,
j Jabot,
l Lebergänge,
m Magen,
ow obere Leitwülste,
ph Pharynx,
r Radulascheide,
sp Speicheldrüsen (typische),
sp_2 hintere Speicheldrüsen,
st Schlundtaschen,
uw untere Leitwülste,
uz Zunge zwischen den unteren Leitwülsten.

Fig.
1. Darmcanal von ***Patella vulgata.***
2. Darmcanal von ***Ancistromesus.***
3. Darmcanal von ***Lottia viridula.***
4. Darmcanal von ***Nacella vitrea.***
5. Vorderdarm von ***Patella vulgata***, von oben geöffnet.
6. Querschnitt durch die Mündung der Speicheldrüsen von ***Scutellina galathea*** Lam.

Fig. 1 nach Wegmann. Fig. 2, 3, 4, 6 nach Haller. Fig. 5. nach Amaudrut.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXIV.

Verdauungswerkzeuge von Rhipidoglossen.

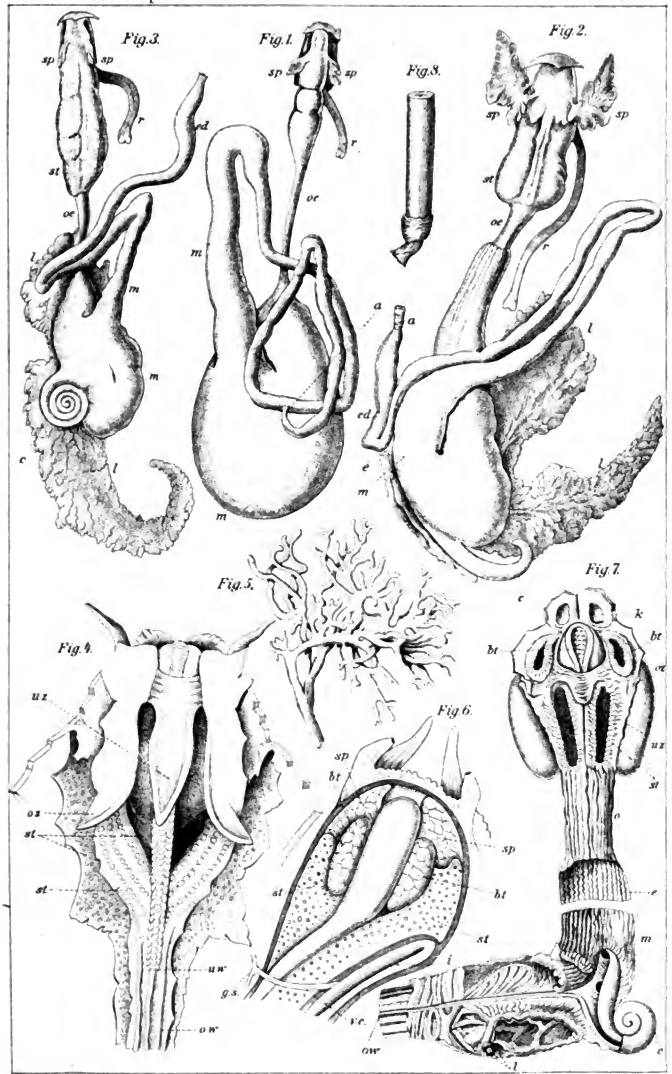
Digitized by Google

a After,
bc Buccaltaschen,
c Magenblindsack,
ed Enddarm,
gs Supraintestinalganglion,
i Dünndarm,
k Kiefer,
l Leber und Lebergänge,
m Magen,
oc Oesophagus,
ow obere Leitwülste,
oz obere Zunge,
r Radulascheide,
sp Speicheldrüsen,
st Schlundtasche,
uz untere Leitwülste,
vc Visceralcommissur.

Fig.
1. Verdauungscanal von ***Fissurella***.
2. Verdauungscanal von ***Haliotis***.
3. Verdauungscanal von ***Trochus gibberosus***.
4. Vorderdarm von ***Fissurella***, von oben geöffnet.
5. Speicheldrüse von ***Fissurella***.
6. Vorderdarm von ***Haliotis***, von oben.
7. Darm von ***Haliotis***, bis zum Anfange des Dünndarms.
8. Krystallstiel von ***Fissurella***.

Fig. 1, 2, 3, 8 nach Haller. Fig. 4 und 5 nach Boutan. Fig. 6 nach Amaudrut. Fig. 7 nach Wegmann.

Digitized by Google



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXV.

Verdauungswerkzeuge von Rhipidoglossen und Architaenioglossen. Fig. 9 **von Buccinum.**

Digitized by Google

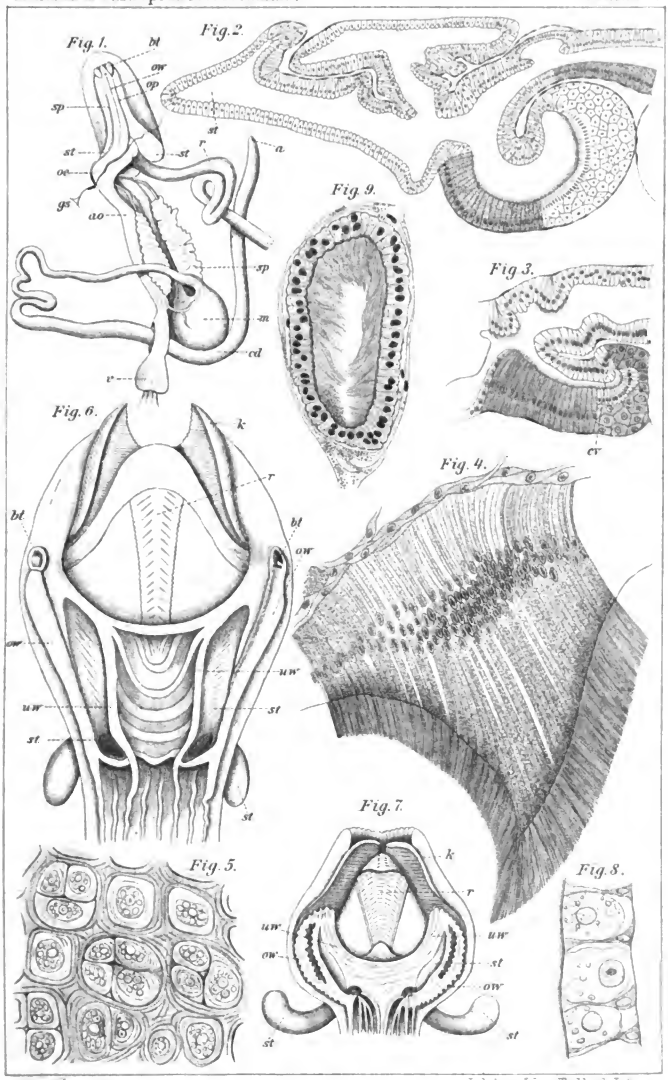
a After,
ao Aorta,
bt Buccaltaschen,
ed Enddarm,
gs Supraintestinalganglion,
k Kiefer,
m Magen,
oe Oesophagus,
ow obere Leitwülste,
r Radula oder Radulascheide,
st Schlundtaschen,
uw untere Leitwülste,
v Herzventrikel.

Fig.

1. Verdauungscanal von ***Nerita plexa***.
2. Querschnitt durch die linke Schlundtasche von ***Neritina***.
3. Dasselbe, etwas weiter nach hinten. Nur der Eingang ist in stärkerer Vergrösserung gezeichnet, um das verschiedene Epithel zu zeigen.
4. Querschnitt durch die Cuticularleiste im Magen von ***Neritina***.
5. Schnitt durch den Zungenknorpel von ***Haliotis***.
6. Pharynx von ***Cyclophorus***, von oben geöffnet.
7. Pharynx von ***Ampullaria insularium***, von oben geöffnet.
8. Speicheldrüsenepithel von ***Valvata piscinalis***, mit Drüsen- und Stützzellen.
9. Querschnitt durch den Speichelgang von ***Buccinum***, mit Wimperepithel und Musculatur.

Fig. 1, 6, 7 nach Amaudrut. Fig. 2, 3, 4 nach Lenssen. Fig. 5 nach Wegmann. Fig. 8 nach Bernard. Fig. 9 nach Oswald.

Digitized by Google



Lith Anst Julius Klinkhardt, Leipzig

Digitized by Google

es sich nicht um eine einfache Zusammenfassung durch Bindegewebe und Muskeln handelt. *Janthina* und *Scalaria* dagegen sollen nach Bouvier zwei Paare tubulöse Drüsen haben, wovon indess nur das eine Paar hierher zu rechnen ist (s. u.).

Den Heteropoden kommen zwei tubulöse Speicheldrüsen zu (IX. 2. 4. X. 2).

Unter den Rhachiglossen sind die typischen Speicheldrüsen von gewöhnlichem acinösen Bau mit sehr langen Speichelgängen ausserhalb des Schlundrings. So bleiben sie bei *Buccinum*, *Nassa*, *Fusus*. Bei *Concholepas* und *Monoceros* erscheint der proximale Theil der Speichelgänge auf eine mässige Strecke weiter, als der distale mit scharfer Grenze zwischen beiden. Haller zeigt, dass der Unterschied blos auf einer starken Bindegewebshülle beruht, ohne Aenderung des Speichelganges. (Es handelt sich wohl bei dem vorderen Theil um den im engen Rüssel, bei dem verstärkten um den in der Leibeshöhle.) — *Cancellaria* hat ein Paar tubulöse Speicheldrüsen, das zweite Paar rechne ich zur nächsten Kategorie (s. u.).

Bei den Toxoglossen sind die beiden Speicheldrüsen klein, oft verschmolzen, mit kurzen Ausführungen, bisweilen ganz reducirt (s. o.).

Unter den Terebriden scheinen diejenigen, welche den Pharynx reducirt und keine Radula haben, sich dadurch auszuzeichnen, dass sie die Speichelgänge verschmelzen lassen und die Ausmündung an das Vorderende des Buccalrohrs verlegen (Amaudrut).

Eine besondere Bemerkung verdient *Conus vexillum*. Bergh (1068 Taf. VIII, Fig. 167) zeichnet mit grosser Bestimmtheit keine Speicheldrüsen, dagegen eine „supplementäre Drüse", einen Schlauch von 15 cm Länge, ähnlich dem Ausführgang der Giftdrüse, die auch vorhanden ist, aber hinten ohne die Drüse. Die unpaare Einmündung ist in der Nähe der Giftdrüseneinmündung. Ich gestehe, dass ich kaum eine andere Deutung finde, als dass diese supplementäre Drüse einem Paare umgewandelter Speicheldrüsen entspricht, mit geringer Verschiebung der Mündung, immer im Bereich der normalen Lage zwischen Oesophagus und Pharynx, wobei freilich genauer der Gang zu untersuchen wäre, ob eine Verschmelzung vorliegt. (Histologische Angaben fehlen.) — NB. Die supplementäre Drüse von *Conus maculosus* scheint mir eine andere Deutung zu verlangen (s. u.). Ich befinde mich hier im Widerspruch mit Amaudrut, welcher diese Dinge zu den secundären Speicheldrüsen rechnen möchte (s. u.).

Histologisches und Allgemeines (XXXV. 8, 9).

Die histologischen Angaben lauten verschieden. Im Allgemeinen sollen die Speichelgänge ein wimperndes Cylinderepithel haben, die eigentlichen Drüsen dagegen nicht. Hier sollen grössere, mehr kubische Secretzellen liegen, oft von wechselndem Aussehen, je nach ihrem jeweiligen Alters- oder Functionszustande. Es werden aber auch Drüsen an-

Digitized by Google

gegeben, welche, ohne Unterschied zwischen Gängen und Acinis, ein gleichmässiges, niedrig cylindrisches Flimmerepithel tragen sollen, so bei *Haliotis* nach Wegmann. Bei *Atlanta* ist das Epithel des Ganges und der eigentlichen Drüse nach Gegenbaur zwar verschieden, aber durchweg wimpernd. Der wichtigste Befund ist wohl der von Bernard an *Valvata*, wonach die Drüse zweierlei Zellen hat, Secretzellen und Stützzellen dazwischen, letztere schmal und hoch mit distaler Plattenverbreiterung.

Die hinteren Buccaldrüsen der Docoglossen haben nach Haller keine eigentlichen Gänge, ihr nicht wimperndes Epithel ist gleichmässig niedrig und färbt sich leicht. Es reicht unmittelbar bis an die Einmündung in den Schlund. Das würde vielmehr der Leberstructur entsprechen. Ich habe aber bereits darauf hingewiesen, dass hier die Grenze zwischen solchen Schlundtaschen und eigentlichen Buccaldrüsen noch nicht klar liegt.

Für die Buccaldrüsen, die durch und durch wimpern sollen, ist wohl mit Sicherheit noch der Nachweis des Aufbaus aus Stütz- und Secretzellen zu erwarten; bei den übrigen würde sich's um eine Arbeitstheilung handeln, so dass die wimpernden Stützzellen lediglich dem distalen Ausführungsgang, die Secretzellen der proximalen eigentlichen Drüse zufielen. Damit hätten wir, nach Thiele, ein echtes ectodermales Epithel, und man kann wohl behaupten, dass die Buccaldrüsen lediglich Ausstülpungen der ectodermalen Leitwülste darstellen, zunächst als Buccaltaschen, weiterhin als tiefere Aussackungen.

β. Secundäre Speicheldrüsen. (XXXVIII u. XXXIX.)

Sie werden genauer von Rhachiglossen und Ptenoglossen beschrieben, von Toxoglossen werden mehr Andeutungen gemacht (Amaudrut).

Rhachiglossen.

Bei *Halia*, Muriciden, Purpuriden, Olividen, *Ancilla* und Volutiden sind sie genau bekannt. Sie fehlen den Bucciniden u. a. Bei *Halia* münden die langen Gänge getrennt, bei den übrigen in der distalen Hälfte verschmolzen, an der Rüsselspitze (s. o.), bei *Volutilithes* auf dem Boden der Mundhöhle nach M. Woodward. Bouvier bezeichnet diese „Glandes annexes" als sackförmig; ich möchte sie ihrer Structur nach den tubulösen zurechnen, wenn sie auch mehr gestrekt birnförmig sind. Denn ihre muskulöse Wand ist innen einfach mit einem Secretepithel ausgekleidet, ohne dass es erst wieder zu Schläuchen käme. Ihre Grösse wechselt sehr. Die kleinsten hatte Haller für Otolithen gehalten, die den Cerebralganglien ansitzen sollten (s. o.). Bouvier hat ihre Länge in Verhältniss gesetzt zur Schalenlänge und folgende Tabelle gefunden:

Murex trunculus	$^1/_{80}$	Schalenlänge,
— *inflatus*	$^1/_{27}$	„
— *nigritus*	$^1/_{17}$	„

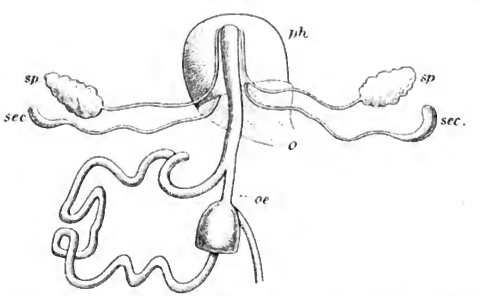
Digitized by Google

Trophon philippianus	$^1/_9$	Schalenlänge,
Halia Priamus	$^1/_5$	„
Ocinebra erinaceus	$^1/_2$	„
Purpura lapillus	$^5/_8$	„

Die Wand besteht aus drei Lagen: aussen eine Schicht grosser unregelmässiger Zellen, mit sehr grossem Kern, körnig. Die dünnere Mittellage besteht aus Muskelfasern, namentlich Ringfasern, dazwischen einzelne Längsfasern, besonders nach aussen. Die innere Lage besteht aus dem Drüsenepithel, dessen Zellen im Fundus am höchsten sind. Im Ausführgang wird's ein gewöhnliches Epithel, wie denn auch am gemeinsamen Gang die Muskelfasern abgenommen haben. Die verschiedene Ausbildung der drei Schichten in ihrem relativen Verhältniss lässt eine Uebergangsreihe construiren.

Es ist wohl unwahrscheinlich, dass diese Drüsen auf das hintere Paar Speicheldrüsen der Diotocardien zurückgehen. Ob sie aber als besonders entwickelte Lippendrüsen zu deuten seien, oder sich durch Abspaltung differenzirter Abschnitte der normalen Drüsen entwickelt haben, kann mit Sicherheit wohl nur die Entwickelungsgeschichte entscheiden. Ich halte die erstere Auffassung für richtiger, auf Grund biologischer Verhältnisse (s. u.). Es sind Bohrdrüsen.

Fig. 128.



Halia priamus. Der Schlundkopf *ph* ist schräg nach links und vorn zurückgeschlagen. *o* Mundöffnung. *oe* Oesophagus. sec. Secundaere, *sp* typische Speicheldrüsen.
Frei nach Poirier.

Entsprechend der Stellung von *Cancellaria* unter den Rhachiglossen halte ich's für selbstverständlich, dass auch hier die langen tubulösen vorderen Speicheldrüsen, die nach Amaudrut weit vorn münden, als „glandes annexes" aufzufassen sind: da ihre Gänge nicht verschmelzen, stellt sich *Cancellaria* hierin an die Seite von *Halia*.

Toxoglossen.

Von einer Terebra-Art mit Pharynx giebt Amaudrut ein Paar kleine „Glandes annexes" an, zeichnet aber keine Ausführgänge (XXXIX. 6).

Eigenthümlich steht die Frage bei *Conus*. Amaudrut will die supplementäre Drüse, welche Bergh von *C. vexillum* (s. o.) und

Digitized by Google

C. maculosus (s. u.) beschrieben hat, hierher rechnen, was mir nicht sachgemäss erscheint. Dagegen hat Amaudrut eine echte solche tubulöse Drüse gefunden bei einer Anzahl von Species, *Conus vicarius*, *arenarius*, *quercinus*, *eburneus*. Ihr feiner Ausführungsgang mündet vorn an der Spitze des Rüssels. Sie soll der rechten Drüse der Rhachiglossen entsprechen, während die linke durch die Torsion verloren gegangen sein soll. Dagegen spricht einmal die Erhaltung beider Drüsen bei der ähnlich gebauten *Terebra*, nochmehr aber eine andere Erwägung. Bergh hat bei vielen Conus-Arten eine sogenannte „Schnauzendrüse" beschrieben, die rechts vorn in der Leibeshöhle liegt und mit ganz kurzem Ausführungsgang in den Grund der Schnauze münden soll. Sie ist bald schlank tubulös (*C. hebraeus* z. B.), bald und meistens kurz, gedrungen, gelegentlich aber auch herzförmig und deutlich aus zwei Antimeren verschmolzen (XXXIX. 8, 9). Ich kann diese Drüse nur für die secundären Speicheldrüsen halten, sei es dass Bergh den distalen Theil des Ausführganges übersehen hat und dieser bis vorn zum Rüssel führt, sei es, dass die Mündung wirklich an der Grenze zwischen Rüssel und Trocart liegt. Die ganz abweichende Bildung des Buccalrohrs und Rüssels, dessen ontogenetische Entstehung noch dunkel ist, würde sich mit solcher Lage unter Umständen sehr wohl vertragen. Sicherlich finde ich keine andere Homologie für diese Schnauzendrüse. Wenn diese Ableitung richtig ist, so wird damit die paarige Natur der „glandes annexes" auch für die Coniden bewiesen. Die Verschmelzung ist nur oft sehr weit gediehen. Die verschmolzene Drüse hat im Innern hohe rings vorspringende Längsfalten, das Lumen stellt einen vielstrahligen Stern dar (XXXIX, 10).

Ptenoglossen.

Es unterliegt für mich kaum einem Zweifel, dass das eine Paar der tubulösen Speicheldrüsen, die Bouvier von *Janthina* und *Scalaria* beschrieben hat, hierher gehört. Wenn sie auch die gleiche Gestalt haben, wie die eigentlichen, so münden doch ihre feinen Gänge vorn an der Mundöffnung, und zwar einzeln. In Bezug auf die Form verhalten sich diese Gattungen wie *Cancellaria*, in Bezug auf die Mündung der Gänge wie *Halia*. Bei *Scalaria* ist wohl eine Beziehung zwischen diesen Mündungen und den Mundspiessen (s. o.) anzunehmen, sei es, dass die Spiesse geradezu hohle Canäle sind, sei es dass sie eine Wunde machen, in welche das Secret der an ihrem Grunde mündenden Drüse fliesst.

Das saure Secret der sackförmigen Buccaldrüsen.

Die von Troschel entdeckte, von Panceri näher untersuchte, von Preyer, Maly, Krukenberg und zuletzt von Semon nachgeprüfte und in ihrer Bedeutung einigermaassen geklärte Thatsache der Production von freier Schwefelsäure beschränkt sich, wie es scheint, unter den Vorderkiemern in ganz strenger Weise auf diejenigen höheren Taenio-

Digitized by Google

glossen, welche sackförmige proximale Speicheldrüsen haben mit einer, wie es scheint, gewöhnlichen Drüsenausstülpung am Speichelgange, nämlich *Dolium*, Tritoniden (*Triton*, *Ranella*), und Cassiden (*Cassis*, *Cassidaria*), nach Panceri's Feststellung. Das Secret wurde bis jetzt nur genauer von *Dolium* analysirt, wo sich etwa 0,4 % Salzsäure und individuell wechselnd etwa 2—4, ja fast 5 % reiner Schwefelsäure nachweisen liessen. Man erhält es in grösserer Menge, wenn man durch Zerbrechen der Schale die Schnecke zum Ausstrecken des Rüssels zwingt. Auf weitere Reize wird dann plötzlich eine grössere Menge des klaren Secretes, wohl 5 cm^3 auf einmal, in starkem Strahle ausgespritzt; das Aufbrausen der Marmorfliessen unter seiner Einwirkung führte Troschel zur Entdeckung der Säure.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass der sackförmige Abschnitt der Speicheldrüse die acidogene Drüse ist, wenn auch über den Hergang der Säurebildung kaum Vermuthungen möglich sind, wie es kommt, dass in dem Reservoir und den Speichelgängen keine Gewebszerstörungen stattfinden. Ausgeschlossen erscheint die Verwendung für die Verdauung aus verschiedenen Gründen. Das klare Secret, welches nur eine ganz schwach flockige Trübung hat und sich wegen der Säuremenge unverändert aufbewahren lässt, enthält bei *Cassidaria* nach Krukenberg kein Enzym, es hat bei *Dolium* nach Maly weder peptische, noch tryptische, amylolytische Wirkung. Dazu kommt, dass die Abgabe zweifellos der Willkür des Thieres unterworfen ist und keineswegs bei jederlei Mahlzeit gleichmässig statt hat. Denn man findet unter Umständen im Magen Tangstücke oder Schwammreste, die keineswegs von Säure corrodirt sind. Ebenso wird von einem todten Fisch einfach das Skelett übrig gelassen.

Der Gebrauch als Bohrmittel im Felsen wird ausgeschlossen dadurch, dass eben keine von diesen Schnecken bohrt, der Gebrauch als Waffe oder Vertheidigungsmittel ist weder beobachet, noch wahrscheinlich, da die etwa ausgespritzte Säure im Meerwasser gar zu schnell verdünnt werden würde. Dagegen ist mit fast völliger Sicherheit eine Bedeutung für die Ueberwältigung der Echinodermen und zwar zunächst der langsamen Holothurien und Seesterne durch Semon nachgewiesen; die beweglicheren Seeigel scheinen den trägen Schnecken entrinnen zu können, selbst den beweglicheren Tritonen. Die Schnecken sind im Stande, die gewaltigsten Asterias, die vom Boden loszureissen einem Menschen Schwierigkeiten machen würde, widerstandslos anzugreifen und zu verzehren; und zwar hat Preyer nachgewiesen, dass die geringste Spur von Säure die Echinodermen sofort paralysirt, sie zum Lösen ihrer Ambulacralfüsschen zwingt u. s. f. Darin liegt also die eine Bedeutung des Secretes. Die andere hat die Ueberführung des Calciumcarbonats und des Calciumsulfats zum Zweck. Zwar ist auch dieses unlöslich, aber es zeigt sich, dass ein mit Schwefelsäure behandelter Seesternarm zwar die Form seines Kalkgerüstes zunächst wohl bewahrt, aber bröcklig und leicht zerstörbar

Digitized by Google

geworden ist, indem sein Skelett in Krümel zerfällt. Semon zeigt nun, dass keineswegs die sämmtliche Kohlensäure einer Asterias in Schwefelsäure übergeführt wird, wozu wohl bei grösseren Exemplaren ein Liter des Secretes nöthig wäre; vielmehr wird das Skelett nur von Strecke zu Strecke angeätzt, vielleicht in dem Tempo, in dem die Zunge raspelt; die Skelettstücke gehen zum Theil unverändert in den Darm, zum Theil werden sie, ebenfalls als Carbonat, wieder ausgespien, nachdem alle Fleischtheile davon verdaut sind. Ueberhaupt kann man eine Schnecke leicht zum Wiederausbrechen der Nahrung, wenigstens der zuletzt aufgenommenen Theile, veranlassen, wenn man sie in einen kleinen Behälter mit wenig Wasser überführt. Uebrigens geht die Nahrungsaufnahme und Verdauung schnell genug vor sich, namentlich letztere. Eine Asterias von 260 mm Durchmesser und 134 gr Gewicht wurde von einem Triton, dessen Schale 295 mm lang war, in vier Stunden in das Innere aufgenommen bis auf eine Armspitze, die noch nach acht Stunden aus dem Rüssel hervorsah. Am anderen Morgen war auch sie verschwunden. Ein Triton oder Dolium bleibt nach Aufnahme eines grossen Seesternes oder einer Holothurie etwa 24—36 Stunden regungslos liegen, um der Verdauung zu pflegen. Nachher findet man den Magen ganz leer, auch das mitaufgenommene Calciumsulfat erscheint unter irgend welcher weiteren Umsetzung resorbirt, wie Semon meint, wegen des grossen Schwefelbedürfnisses eben in den sackförmigen Speicheldrüsen.

γ. Der eigentliche Tractus.

Die übliche ältere Eintheilung in Oesophagus, Magen, Dünn- und Dick- oder Enddarm, wie sie Keferstein seiner Darstellung noch zu Grunde legte, kann, wie oben dargelegt wurde, nur noch zu einer ganz oberflächlichen Orientirung gebraucht werden. Die Ableitung, die ich, auf Amaudrut's Auffassung gestützt, in Erweiterung bis auf den Aplacophorendarm durchführen zu sollen glaube, leidet an sehr vielen Schwierigkeiten im Einzelnen. Es scheint beinahe in der Mehrzahl der Fälle unmöglich, die durch die Aufwindung gegebenen Verschiebungen, die abgelenkten Wülste und Falten in den erweiterten Darmabschnitten, die Verschmelzungen der beiden Lebergänge aus der symmetrischen Lage in eine metamere u. dergl. m. richtig zu beurtheilen, so dass die Darstellung leider vielfach nur tastend und referirend vorgehen kann. Haller hat sich in der Eintheilung so geholfen, dass er die von der Wirbelthieranatomie entlehnten Begriffe durch die indifferenteren Namen Vorder-, Mittel- und Enddarm ersetzt. Man kann als Mitteldarm den Abschnitt bezeichnen, welcher die Lebergänge aufnimmt und in dem sich der Hauptheil der Verdauung zu vollziehen scheint. Abgesehen davon, dass auch diese Gliederung nur auf einem physiologischen Grunde beruht und ontogenetisch nicht Stand hält, ist vor allen Dingen zu betonen, dass die Physiologie der Verdauung noch sehr wenig geklärt ist: die Autoren weichen in der einzelnen Deutung ausserordentlich von

Digitized by Google

einander ab. Wenn Biedermann und Moritz neuerdings die gesammte Verdauung, d. h. Lösung und Resorption der Nahrung, bei den Lungenschnecken der Mitteldarmdrüse oder Leber übertragen wollen, so wird sich diese Auffassung wohl im Allgemeinen auf die Prosobranchien anwenden lassen; doch finden sich noch ausserdem so mancherlei Erweiterungen und Aussackungen vor dieser Drüse, die sich auf den gleichen Grund der drüsigen Darmtaschen bei den Neomenien zurückführen lassen, dass man nicht weiss, wo abscheidende und resorbirende Organe anfangen und aufhören.

Die morphologisch correcten Darstellungen von Haller leiden wohl durchweg an der schiefen physiologischen Auffassung, welche für die Resorption lediglich den Magen, zunächst bloss seine hintere, dem Enddarm zugewandte Hälfte in Anspruch nimmt. Wenn man auch von der Barfurth-Biedermann-Moritz'schen Auffassung vorläufig wenigstens zum Theil absehen muss, dann kann doch wohl der kurze, mehr oder weniger dickwandige Magenabschnitt bloss für den Theil der Verdauung herangezogen werden, der sich auf die Aufarbeitung der Nahrung bezieht. Die eigentliche Aufsaugung muss nach Analogieschlüssen, so weit sie nicht in der Leber oder in entsprechenden Erweiterungen von ihr statthaben sollte, im Dünndarm gesucht werden.

Da der Oesophagus am Pharynx beginnt, so ist natürlich der Rüsseldarm der Formen, welche die Radula im ausgestreckten Zustande an die Spitze des Rüssels verlegen, dazu zu rechnen, auszuscheiden dagegen ist das Buccalrohr der Toxoglossen, das vor dem Pharynx liegt (s. o.). Die übrige Eintheilung in Vorderdarm, Magen-, Dünn- und Enddarm hat rein propädeutischen Werth.

1. Der Vorderdarm (XXXIII—XXXIX).

Im einfachsten Fall beginnt der Oesophagus gleich hinter dem Pharynx mit seitlichen Erweiterungen, nach Art des Neomeniendarms. Sie können sich vorn sehr erweitern und als Schlundtaschen oder Schlundsäcke unten um den Pharynx herumgreifen, bis zur Berührung in der Mittellinie. Allmählich verstreichen die seitlichen Erweiterungen, bis endlich ein glatter Schlund in den Magen einmündet. Dabei haben wir im Innern oben und unten die von zwei vorspringenden Falten eingefasste wimpernde Rinne, während die Erweiterungen drüsig bleiben, also ganz wie bei Aplacophoren. Von den Falten oder Wülsten bleibt am längsten das obere Paar erhalten, wobei meist eine Verschiebung der oberen Längslinie nach links und unten eingetreten ist, der Torsion zufolge.

In den meisten Fällen schieben sich glatte Darmstücke als einfacher Oesophagus zwischen die Erweiterungen ein und zwar an ganz verschiedenen Stellen, bald am Anfange, so dass die Drüsentaschen als Jabot dem mittleren Schlundtheil unten ansitzen, bald hinter dem Jabot, dieses erst wieder vom Magen trennend; bisweilen ist der eine Darmtheil mit

Digitized by Google

verschiedenen kropfartigen Anschwellungen verschieden vertheilt, so dass bei manchen Lamellariiden erst ein Stück Schlund, dann ein Kropf, dann ein Stück Schlund, dann ein weiterer Kropf oder Vormagen („Proventriculus" Bergh), dann wieder ein kurzes enges Stück, dann erst die drüsige Erweiterung oder das Jabot („Blättermagen" Bergh) und endlich nochmals ein enges Vorderdarmstück kommt. Am längsten wird der Schlund bei den Rhachiglossen, wo er sich durch den langen Rüssel hindurchzieht, an deren Basis nach unten und vorn umknickt, um dann erst durch den Schlundring zu treten. An der Umbiegungsstelle allein erhält er eine Erweiterung, die von Leiblein als Pharynx gedeutet wurde und daher in neueren Darstellungen nach ihm genannt wird.

Dadurch, dass die Leitrinne unten bald zu schwinden pflegt, treten die seitlichen Drüsentaschen des Jabots unten mit einander in Verbindung; es bleibt also eine Erweiterung, in der ringförmige Falten hintereinander einspringen, die nur oben unterbrochen sind. Diese Form des Jabots findet sich an ganz verschiedenen Stellen des Systems, bei Docoglossen, Cypraeen, Lamellariiden. Bei den letzteren können sich die Drüsentaschen zu verzweigten seitlichen Schläuchen ausstülpen.

In höher entwickelten Formen wird solche Ausstülpung localisirt und vertieft sich zu complicirten, oft sehr langen Drüsenschläuchen, die aus der unteren Medianlinie, durch Torsion meistens von der rechten Seite, entspringen. Das werden dann lange, einfach tubulöse oder compacte Drüsen, die sich stets durch unpaare Anlage auszeichnen.

Aehnliche Ausstülpungen kommen zwar, wie es scheint, auch in der oberen Medianlinie des Schlundes vor, aber dann doch stets von viel geringerem Umfange.

Da es vorläufig und wohl auch endgiltig ausgeschlossen erscheint, die Homologie aller die Ausstülpungen über die Beziehung zu dem Aplacophorenschema hinaus zu treiben ins Einzelne, müssen die Gruppen gesondert behandelt werden.

Docoglossen (XXXIII).

Schwierigkeiten in der Deutung gehen hier verschiedentlich durch die Literatur. Die Schlundtaschen sind nicht richtig aufgefasst, noch Wegmann bildet sie als eine „poche sous-pharyngienne" ab (1498, Pl. XII, Fig. 7). Die Querfalten, die dann das Jabot bilden, hat man früher allgemein als Neuerwerbungen aufgefasst, und so ist mit Ray Lankester der Vergleich des Jabots mit dem Blättermagen der Wiederkäuer aufgekommen; er entbehrt insofern jeder Grundlage, als bei letzteren die Blätter nichts anders sind als Längsfalten, während es sich im Jabot um Querfalten handelt. Gibson nimmt, durch Querschnitte getäuscht, sogar echte tubulöse Ausstülpungen an u. dergl. m.

An der Decke des Pharynx entstehen zunächst zwei hohe Falten, dieselben, welche vorn die Buccaltaschen von hinten umfassen. Ein Stückchen dahinter löst sich die hintere Schlundwand von der Pharynx-

Digitized by Google

wand ab, ebenfalls bei *Patella vulgata* nach Amaudrut zwei Falten, welche indess durch ein etwas breiteres, schwach quergefaltetes Feld getrennt sind. Die obere und untere Vorderdarmwand werden seitlich rechts und links durch Aussackungen verbunden, also das typische Bild (s. o.). Diese Aussackungen erweitern sich ganz vorn zu Schlundsäcken, welche den Pharynx von hinten und unten her mit ihren Blindenden bis zur Medianlinie umgreifen. Die Communication mit dem Darm, bez. dessen allererstes Stück, geschieht durch schmale Spalten, nachher erweitern sich die Säcke. Ihre Wände zeigen unregelmässige Falten und Wulstbildungen, nur nach der hinteren Seite des Ausganges zu ordnen sie sich allmählich mehr zu Querfalten, sie gehen damit in die Querfalten des Jabots über. Bei *Nacella vitrea* erreicht dieses nach Haller seine grösste Vollkommenheit; äusserlich treten aufs Deutlichste Taschen hervor, innen sind die Haupttaschen durch schmalere Sichelfalten weiter in kleinere Räume getheilt, gerade wie einer Proneomenia. An die Nacellen schliesst sich *Patella magellanica* und andere Arten an (s. o.), die Haller zu den Nacelliformen rechnet. Kleiner wird das Jabot bei den Patelliformen, unter denen es bei *Ancistromesus* noch am besten hervortritt. Bei *Acmaea* beschreibt Willcox das Jabot, namentlich äusserlich, sehr deutlich; doch bleiben hier, wie bei anderen Formen, *Lottia* u. a., die Verhältnisse des Anfangs, die Schlundtaschen, noch unklar.

Die Falten an der Decke bleiben durchweg getrennt und behalten eine Rinne zwischen sich; allerdings rücken sie allmählich, in Folge der Torsion, durch eine Schwenkung nach links so weit herum, dass sie im Querschnitt scheinbar auf den Boden des Vorderdarms zu liegen kommen, als um 180° verschoben sind (XXXIII). Die beiden Bodenfalten rücken bald mehr an einander heran, so dass das Mittelfeld sich nach hinten dreieckig verjüngt und verschwindet. Die Falten verschmelzen mit der Basis, weichen aber mit dem freien, gegabelten Ende wieder auseinander. Sowohl die oberen als unteren Falten werden bald so hoch, dass sie im Lumen des Vorderdarms keinen Platz mehr finden und sich nach aussen umlegen.

Die seitlichen Erweiterungen des Jabots nehmen allmählich ab, und es schliesst sich ein enges Vorderdarmstück von geringer Länge an. Bei *Patella* hat's nach Amaudrut im Innern noch die Hauptfalten, zu denen sich weitere Längsfalten gesellen, so dass es gleichmässig längsgefaltet erscheint. Haller lässt die Hauptfalte am Beginn dieses Darmstückes plötzlich abbrechen und eine Art Klappenverschluss bilden, den engen Darmabschnitt aber im Innern einfach glatt sein.

Histologisches. Die Muskulatur ist am stärksten am engen Abschnitt, wohl schon dadurch theils ein längeres Verweilen der Nahrung im Jabot, theils ein schnelles Hindurchtreten eben durch den engen Abschnitt andeutend. Das Epithel flimmert hier; ebenso auf den Falten und in der Rinne zwischen den dorsalen. Das Cylinderepithel hat die

Digitized by Google

Kerne über der Mitte, eine dünne Cuticula und Cilien, wenn sie auch nicht überall deutlich nachzuweisen waren. Zwischen den hohen Wimperzellen liegen nach Haller hier und da Becher- oder Schleimzellen. Die Querfalten des Jabots sind mit bräunlichen Zellen besetzt, relativ massiger, mit Körnchenausscheidungen, die sich distal vom Kern häufen können. Haller vergleicht sie mit den Zellen der Chitonzuckerdrüsen, man kann sie ebenso gut mit Leberzellen parallelisiren.

Rhipidoglossen (XXXIV u. XXXV).

Hier fängt der Oesophagus nicht nur unten, wie bei den Patellen, sondern auch zwischen den oberen Längswulsten mit einem dreieckigem Feld an. Die Felder erheben sich mit ihrem Hinterrand als freie Zungen, die klappenartig in den Schlund hineinragen, lang und schlank bei *Haliotis*, *Parmophorus* und *Fissurella*, bei letzterer die obere Zunge schon kürzer, als die untere. Bei *Turbo* und *Trochus* werden sie kurz und halbmondförmig. Bei *Puncturella* und *Cemoria* beginnt der Vorderdarm mit einem engen Schaltstück, um sich nachher erst zu einem scharf umschriebenen Jabot zu erweitern. *Haliotis*, *Parmophorus*, *Fissurella*, die Neritiden haben gleich einen weiten Anfang, der sich rechts und links zu einer Schlundtasche aussackt. *Turbo* und *Trochus* haben die Taschen weniger weit, die ganze vordere Schlundhälfte bildet einen *Conus*, dessen Spitze nach hinten sieht. Im Einzelnen zeigen sich manche Differenzen.

Bei *Haliotis* sind die Schlundtaschen gewaltig, besonders ausgedehnt ist die rechte. Ihre vorderen oberen Aussackungen greifen auf den Pharynx hinauf, die unteren kommen unter und hinter ihm zusammen, unter entsprechender Torsionsverschiebung. Im Inneren tragen sie keine Falten, sondern einzelne Zotten oder Papillen. Die grossen oberen Wülste sind quergefaltet, wobei allerdings Amaudrut's Abbildung bei der Torsion Zweifel aufkommen lässt über die Richtung der Falten am linken Wulst. Die unteren Wülste sind verschmolzen zu einem, der an der freien Fläche ebenfalls die jabotartige Querfältelung zeigt, mit einer glatten Längsrinne dazwischen. Die Structur weicht hier insofern vom Schema ab, als eben die Falten auf die Wülste selbst übergreifen.

Bei *Parmophorus* bleiben alle vier Wülste frei und hoch, die oberen greifen auf die unteren, so dass ein mittlerer Canal abgeschlossen wird von den seitlichen Jabottaschen mit ihren Papillen.

Bei *Fissurella* trägt die grosse linke Schlundtasche nach Amaudrut durchweg Papillen, die rechte aber nur in ihrem vorderen Abschnitte: im hinteren gehen sie in die normalen Querfalten über, die allerdings nach Boutan baumartig verzweigt sind. Die beiden oberen Wülste sind frei, die unteren verwachsen mit quergefaltetem Kamme,

Bei *Turbo* sind ebenfalls oben zwei Längswülste mit Querfalten, unten ein verschmolzener mit zwei Reihen von Querfalten auf dem Kamme. Bei *Trochus* sind die oberen Wülste gross, auf der Innenseite zwischen ihnen finden sich Falten, auf der Aussenseite dagegen die

Digitized by Google

Papillen. Der untere verschmolzene Wulst erscheint reducirt, er verschwindet bald. Von da an reicht der Papillenbesatz auch unten quer herüber, während hier die grossen oberen Wülste einen Leitungscanal abschliessen.

In der Erweiterung von *Puncturella* giebt Haller nur einen hohen unteren Wulst an, der das Lumen in zwei Hälften theilt. Amaudrut erblickt darin aber die durch Torsion auf die Unterseite gerückten verschmolzenen oberen Wülste, nachdem die unteren, wie bei *Trochus*, verschwunden sind.

Die meisten Schwierigkeiten setzen der Deutung die Neritiden entgegen. Die echten Neriten weniger. Sie haben ein Paar typische Speicheldrüsen und ein Paar Schlundsäcke, die eng an die Hinterseite des langen Pharynx sich anschmiegen und mit ihren Mündungsspalten bis weit nach vorn auf demselben hinaufreichen. Eine unpaare cylindrische Drüse, die nach Haller hier einmünden sollte, wurde von Amaudrut als die Aorta anerkannt. Doch hat *Titiscania* wirklich an dieser Stelle eine unpaare Aussackung, eine grosse Tasche mit enger Mündung, beim Männchen rechts, beim Weibchen links gelegen. Bergh nennt sie Buccaldrüse. Sie kann aber nur als unpaare untere Ausstülpung des Vorderdarms gedeutet werden. Am Eigenartigsten stellt sich *Neritina*. Echte Speicheldrüsen fehlen. Das was Claparède als solche deutete, sind die Schlundsäcke, die durch sehr hohe, nach innen vorspringende Falten ihr Lumen verengern und compliciren. Wo sie in den Oesophagus einmünden, hat dieser nach Lenssen an der Decke einige flimmernde Längswülste, zwei jederseits, am Boden erhebt sich ein flacher, breiter Längswulst, dessen Ränder sich nach aussen umschlagen und hier zwischen ihrer Unterseite und der seitlichen Schlundwand eine Rinne bilden. Ihr spaltförmiges Lumen wird von sehr verschiedenem Epithel begrenzt. Die Decke des Spaltes hat das gewöhnliche Cylinderepithel ohne Wimpern mit vereinzelten Schleimzellen. Der Boden trägt in der äusseren Hälfte ein ausserordentlich hohes, wimperndes Cylinderepithel, das mit Gier Farbstoffe aufnimmt. Der innere Winkel dagegen hat ein niedriges gewöhnliches Flimmerepithel, das von einer mehrfachen Schicht polygonaler Zellen unterlagert wird. Die cylindrischen Epithelzellen greifen hier mit ihren Basen zwischen die unregelmässigen Zellen ein. Legt das nicht den Gedanken nahe, dass die grossen Zellen einzellige Drüsen sind, welche sich zwischen jener entleeren? Lenssen weist auf die Aehnlichkeit mit den Zellen der Speicheldrüsen hin und hält die Möglichkeit aufrecht, dass hier deren Homologe zu suchen.

Nach Bergh's Zeichnung (1069) hat *Titiscania* am langen Oesophagus eine kurze Erweiterung, die man dem Leiblein'schen Pharynx der Rhachiglossen vergleichen möchte.

Wo in den Schlundtaschen und im Jabot Papillen vorkommen, haben diese nach Haller im Innern einen Blutraum, der von Ringmuskeln ausgekleidet ist. Darauf sitzt ein Drüsenepithel.

Digitized by Google

Der hintere Theil des Vorderdarms ist durchweg ein enges Stück, innen mit feineren Längsfalten. Dieser Abschnitt ist am längsten bei den Neritiden, wo er unmittelbar hinter den Schlundtaschen doppelt geknickt wird und dann gerade nach hinten verläuft. Lenssen zeichnet hier auf den Querschnitt fünf hohe Längsfalten, die indess nur dadurch zu Stande kommen, dass das Epithel sich allmählich zu sehr langen Zellen auszieht. Alle diese Zellen der Falten wimpern, in den Vertiefungen dagegen stehen niedrige Zellen ohne Cilien, wohl drüsiger Natur.

Taenioglossen (XXXV—XXXVIII).

Eine regelrechte Reihenfolge, wie etwa beim Nervensystem, lässt sich hier nicht aufstellen. Auch fehlt noch viel an einer genügenden Durcharbeitung. Die Jabot-Erweiterung taucht immer wieder auf, nur die Schlundsäcke beschränken sich mehr auf alterthümliche Formen. Am oberen Ende der Reihe, bei den longicommissuraten Neotaenioglossen, bilden sich stärker umschriebene unpaare Aussackungen, die aber in ihren Anfängen an verschiedenen Stellen auftreten. Die Zungenklappen am Schlundeingange treten bald zurück.

Cyclophorus. Ampullaria. Beide Formen haben als letzte noch scharf ausgeprägte Schlundtaschen, die keulenförmig vorspringen, mit einem ziemlich engen Eingang, bei *Cyclophorus* mit einer vorderen Ausladung, ähnlich bei *Lanistes*. Die Wand ist im Innern auf der einen Seite glatt, auf der anderen quergefaltet. Bei *Cyclophorus* sind die oberen und unteren Wülste besonders deutlich, zwischen den unteren breitet sich noch eine Zungenklappe aus mit quergefalteter Oberfläche. Bei *Ampullaria* wird dieser Abschnitt noch mehr reducirt, die unteren Wülste verschmelzen gleich vorn. Damit ist die Jabotbildung zu Ende, unmittelbar hinter den Schlundtaschen. Es setzt dann der gewöhnliche Schlund mit mehr Längsfalten ein. Bei *Ampullaria* ist er zwar jabotartig erweitert, aber hier handelt sich's wahrscheinlich um eine Neuerwerbung, die etwa dem Kropf der Pulmonaten entspricht. Es fehlen die drüsigen Querfalten u. dergl. Die Ampullarien nehmen wohl im Süsswasser grössere Mengen gröberer Pflanzennahrung zu sich (s. o.).

Cypraea. Die früheren Beschreibungen sind durch Amaudrut richtig gestellt und gedeutet worden. Der Schlund beginnt ohne Taschen, leidlich eng; dann folgt eine längere Strecke mit starkem Jabot, dann ein ebenso langer engerer Darmtheil. Eine starke Knickung führt die mittlere Strecke nach vorn, die erste und dritte laufen nach hinten. Im Innern treten vor Allem die oberen Wülste stark hervor; die unteren, mit einer schwachen Zunge dazwischen, hören bereits am Bulbus auf. Dafür hat die erste Strecke oft eine kurze, rundliche, untere, unpaare Aussackung mit gewöhnlicher Structur, eine Kropfbildung also, ziemlich gross bei *C. arabica*, klein bei *C. turdus*. Bei *Cypraea testudinalis* giebt Haller nichts an. Das Jabot als scharf angesetzte Aussackung verlängert

Digitized by Google

sich vorn unten in zwei kurze Blindzipfel. Im Innern ziehen drüsige Querfalten über die untere Medianlinie hinweg von einer Seite zur anderen. Die oberen Wülste erreichen in diesem Abschnitt grosse Höhe und schliessen, indem ihre freien Ränder übereinandergreifen, ein besonderes Leitungsrohr ab. Nach Haller erleiden sie individuell Aussackungen, die einen nach hinten gerichteten kurzen Blindsack darstellen (1410 II).

Naticiden. Bei *Natica* und *Sigaretus* liegen die Verhältnisse sehr ähnlich. Die vordere Strecke wird noch enger, die dritte noch länger, ein Kropf fehlt, das Jabot hat ganz ähnliche Structur, doch ohne die vorderen Blindzipfel (1410 III). Allerdings springt das vordere untere Ende auch hier buckelförmig vor, und zwar so, dass es in einem weisslichen Kropfe endet, im Gegensatz zu dem bräunlichen übrigen Jabot. Haller zeichnet im Querschnitt eine Scheidewand, welche zwei dickblättrige Hälften voneinander trennt. Amaudrut fasst die Wand als Beweis einer inneren Halbirung wie äusserlich bei *Cypraea*. Die Abblassung soll auf die niederen Querblätter hinauslaufen. Sie reichen im ganzen Jabot von einer Seite zur anderen bis zu den Wülsten, im Buckel bleibt ein kleines Reservoir frei. Von den beiden oberen Wülsten wird der rechte im Jabot ausserordentlich hoch und bildet allein, indem er sich gegen den niedrigen linken stützt, den Boden der oberen Rinne. Auf seiner unteren Seite, nach dem Jabot zu, trägt er ein besonderes, sehr hohes, drüsiges Epithel, in dem nur die Kerne Farbstoffe aufnehmen. Es geht allmählich in das der Oberseite und des ganzen Oesophagus über, welches aus niedrigeren, farbgierigen Zellen besteht. — *Situs viscerum* s. XVI, 11.

Calyptraeiden. Nach Haller bildet sich hier kein Jabot mehr aus (1410, III). Bei *Crepidula* ist der Vorderdarm ein gerade gestrecktes Rohr mit schwacher spindelförmiger Verdickung. Deren Querschnitt zeigt Längsfalten, unter denen zwei besonders hervorragen. Es sind die oberen Wülste, die eine obere Rinne von einer weiteren unteren unvollkommen abschliessen. Ein Flimmerepithel überzieht die kleinen Längsfalten der oberen Rinne und die oberen Wülste. Die Falten der unteren Hälfte kommen, ähnlich wie bei *Neritina*, durch verschiedene lange, nicht wimpernde Epithelien zu stande. Sehr hohe Cylinderzellen bilden im Querschnitt Gruppen, welche durch kleine Crypten getrennt sind. Die Crypten sind von einem niedrigen Drüsenepithel ausgekleidet. *Situs viscerum* s. XV, 1.

Adeorbis hat nach Woodward eine deutliche Drüsenkrause*). Fig. 129.

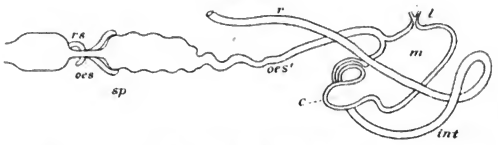
Lamellariiden. Wenn sich die Calyptraeiden durch Vereinfachung des Vorderdarms an die Naticiden anschliessen, werden andererseits die Lamellariiden um so verwickelter. Die kurze und weite Anfangsstrecke bildet nach Bergh bisweilen unten kropfartige Erweiterungen,

*) M. F. Woodward, On the Anatomy of Adeorbis subcarinatus Montagu. Proc. Malac. Soc. London III 1898. S. 140—146. 1 Pl.

Digitized by Google

einen bei *Marseniopsis*, zwei *Chelyonotus* und *Lamellaria*. Der zweite, von sehr verschiedener Form, mit engerer Mündung in den Schlund, hat innen netzförmige Falten, die indess mehr Querrichtung einhalten; er gehört vielleicht zum Jabot. Bei *Marseniella*, *Marsenia* und *Onchidiopsis* fehlen derartige Bildungen. Dagegen haben alle Formen einen annähernd kugligen oder halbkugligen, vorn oft durch den zweiten Kropf eingedrückten Blätter- oder Drüsenmagen, wie Bergh ihn nennt, ein echtes Jabot mit zehn bis zwanzig starken drüsigen Querblättern. Der Umstand, dass der Schlund vorn und unten einmündet, das kurze weite Darmstück, das zum Magen führt, indess oben links austritt, beweist wohl den Angriff der Torsion an dieser Stelle. Von *Onchidiopsis* werden im Oesophagus feine Längsfalten angegeben; eine tritt durch ihre Stärke hervor und reicht bis ins Jabot, sie bedeutet wohl die verschmolzenen oberen Wülste. Das Merkwürdigste an diesem Vorderdarm ist ein weissliches oder gelbliches Drüsenlager, welches das Jabot oft zum grösseren Theile einhüllt. Bergh vermuthet verlagerte Speicheldrüsen darin, ohne indess eine Mündung in Pharynx auffinden zu können. Es liegt wohl näher, in diesen Drüsen Ausstülpungen der Drüsenwände des Jabots zu erblicken. Sie verzweigen sich mannigfach, die Aeste erstrecken sich unter Umständen auf dem Boden der Leibeshöhle bis in den Schwanz.

Fig. 129.



Darmcanal von *Adeorbis*.
c Magenblindsack. *int* Dünndarm. *l* Lebergang. *m* Magen. *oes* Oesophagus. *rs* Radulascheide. *sp* Speicheldrüsen. Nach M. F. Woodward.

Paludina hat nur die oberen Wülste und das Jabot in schwacher Entfaltung, wenigstens bald nach hinten verschwindend. Bei *Littorina* sieht man vorn einen unteren Kropf als rundliche Taschen, weiterhin Jabottaschen in deutlicher Torsion.

Unter den Solariiden giebt Troschel von *Torinia* eine ähnliche Zeichnung, wo freilich der Kropf weit hinter dem Rüssel liegt. Doch fehlt hier, wie in den meisten Fällen, genauere Durcharbeitung. *Xenophorus* und *Vermetus* haben einen schlanken geraden Vorderdarm, ersterer schwach spindelförmig verdickt u. dergl. m.

Bei *Janthina* ist der Vorderdarm so erweiterungsfähig, dass er wiederholt (Cuvier, Moerch) als ein erster, vorderer Magen beschrieben wurde.

Heteropoden. Da Neues kaum zugekommen, gebe ich Keferstein wieder. „Der Oesophagus ist eng und erweitert sich nach einem kürzeren (bei Carinarien) oder längeren (bei Pterotracheaceen und Atlanta-

Digitized by Google

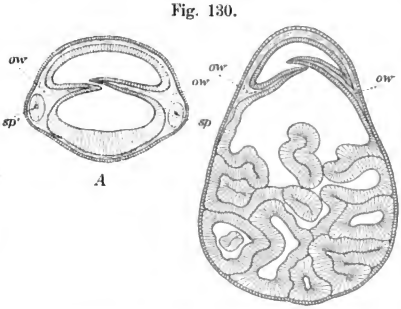
ceen) Verlauf zum Magen. Gewöhnlich ist dieser eine einfache spindelförmige Höhle, bei einigen Carinarien aber ist er weit, viereckig oder oval und lässt vorn ohne Uebergang den engen Oesophagus eintreten, hinten ebenso den engen Darm austreten. Bei den Pterotracheaceen finden sich im hinteren Theile des Magens vier aus Zellen bestehende zahnartige Höcker, und im ganzen Verlaufe zeigt der Magen viele Längsfalten. Souleyet sieht diesen Magen nur für einen Kropf an.“ Man wird ihm beistimmen müssen.

Longicommissurate Neotaenioglossen.

Bei allen wird der Vorderdarm lang und gerade, entsprechend dem verlängerten Hals. Sonst zeigen sich zum Theil noch ursprüngliche Verhältnisse, insofern als kräftige Drüsenkrausen vorkommen.

Ranella. Triton. Cassidaria. (Fig. 130 u. 131.) Auf eine lange enge Strecke folgt das Jabot, dann wieder ein langer enger Vorderdarmtheil. Bei *Triton* hat die erste Strecke am Anfang einen doppelten Richtungswechsel nach vorn und wieder nach hinten. Das Jabot bei dieser Gattung springt nach unten und vorn blindsackartig vor. Es lässt meist einen vorderen und hinteren Abschnitt erkennen, wobei der erstere schon äusserlich die Querfaltung erkennen lässt. Bei *Cassidaria* ist das Jabot hinter dem engen Oesophagus dick und blindsackartig abgetrennt; dieser Theil bleibt weiss. Der braune Theil dahinter lässt wieder die Querleisten zu echter Drüsenstructur anastomosiren. Die oberen Wülste sind sehr hoch, so dass sich ihre unteren Enden nach der gegenseitigen Berührung nach aussen umschlagen und zwei Rinnen bilden, um das Drüsensecret nach vorn und hinten weiter zu leiten. Bei *Ranella* hat der dem langen Rüssel entsprechende enge Oesophagus unten schwache Aussackungen, hinten erweitert er sich zum Jabot, dessen Drüsenfalten vielfach anastomosiren. Vorn erkennt man noch die Schlundtaschen, doch hören die unteren Wülste gleich auf und nur die oberen bilden einen Canal.

Fig. 130.



Querschnitt durch den Oesophagus und das Jabot von *Ranella gigantea*.
ow obere Leitwülste. *sp* Speichelgänge.
Nach Amaudrut.

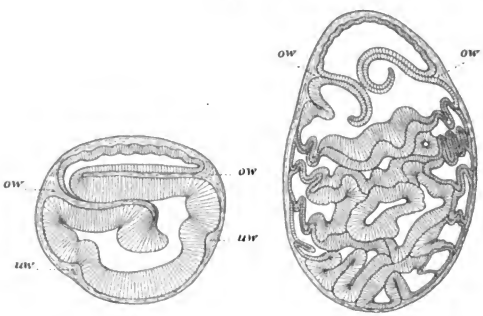
Cassis. Ein starker Vormagen ist noch jabotartig. Zwei obere Längsfalten treten aus dem ersten Abschnitt ein, wo sie unten durch

Digitized by Google

Querfalten verbunden sind. In der Erweiterung treten zwei starke untere Wülste hinzu, die unten in der Mittellinie zusammenstossen. Sie sowohl wie die Seitentheile zeigen eine regelmässige drüsige Querfaltung. In dem engen Abschnitt hinter der Erweiterung schwinden alle Sonderungen, und es treten feine Längsfalten an deren Stelle. Es ist namentlich bemerkenswerth, dass im Jabot die unteren Wülste noch eine starke, deutliche Rinne bilden mit weissem Epithel von Schleimzellen, während seitlich braune Falten vorwiegen.

Strombus. Rostellaria. Der Jabottheil als solcher fehlt. Der Vorderdarm bildet eine schlanke Spindel, die innen zahlreiche Längsfalten hat. Unter ihnen zeichnen sich zwei am Boden aus, um eine untere Rinne einzuschliessen, die bis zur Mitte der Spindel reicht. Dann kommen nur noch die niedrigen Längsfalten. Auch *Pteroceras* hat einen langen, geraden, allmählich verjüngten Vorderdarm*).

Fig. 131.



Querschnitt durch den Oesophagus und das Jabot von *Cassidaria tyrrhena*.
ow obere, *uw* untere Leitwülste.
Nach Amaudrut.

Dolium. Die Beschreibungen weichen, auch wenn man von den älteren Schilderungen absieht, beträchtlich von einander ab. Amaudrut giebt von *Dolium olearium* eine viel einfachere Darstellung, als Haller von *D. galea* (Fig. 112). Der ganze Vorderdarm ist weit und gerade, er verengert sich erst gegen den Magen hin, wo er zuletzt ein Knie bildet. Nach Amaudrut haben wir vorn die unteren Wülste zu einer gefältelten Längsfalte verschmolzen, die oberen Wülste sind kräftig und dem Boden genähert, sie schliessen eine untere Rinne ab, die schon früh als Rohr beschrieben wurde und von Keferstein als Delle Chiaje'sches Organ geführt wird. Der ganze übrige weite obere Theil trägt zahlreiche Längsfalten. Die Wülste treten zusammen in eine untere unpaare Aus-

*) M. F. Woodward, On the Anatomy of Pterocera, with some notes on the crystalline style.
Proceed. malac. Soc. of London. I. 1894. S. 143—150. 1 Pl.

Digitized by Google

sackung von der Gestalt eines cylindrischen, keulenförmig abgeschlossenen Blindsackes ein, die Weiterführung der verschmolzenen Schlundtaschen (Amaudrut). Hinter dem Blindsack hat der Vorderdarm nur die vielen atypischen Längsfalten. Im Blindsack kann man den verschmolzenen unteren Wulst weiterhin verfolgen, die oberen Wülste hören bald auf. Zwischen oberen und unteren Wülsten spannt sich ein drüsiges Waben- und Faltenwerk aus, das Jabot. — Nach Haller folgt hinter der scharf umschriebenen Drüse noch eine weitere unpaare Aussackung, eine kürzere Tasche mit spaltförmigem Eingang. Ausserdem stellt er den Anfang des Schlundes, vor der Drüse und den Längsfalten mehr mit rauh zottiger Wand dar, und in dieser finden sich in der dorsalen Medianlinie verschiedene Vertiefungen und Rinnen, vorn ein kurzer spiraliger Trichter, dahinter eine Rinne, die mit einem kurzen Blindsack schliesst. Diese Sonderungen dürften, auch wenn sie nicht auf die Species beschränkt sind, Neuerwerbungen sein ausserhalb der typischen Anlage.

Toxoglossen (XXXIX).

Dass der Pharynx zur Seite gedrängt ist und in eine besonders muskulöse Verdickung des Vorderdarms oder doch unmittelbar vor ihr einmündet, ist bereits erwähnt. Im Uebrigen verläuft der enge Schlund, überall durch muskulöses Bindegewebe locker befestigt, gerade und bildet nur vorn ein kurzes Knie. Charakteristisch ist die unpaare Ausstülpung, die sogenannte Giftdrüse. Unmittelbar hinter dem Pharynx mündet ihr enger Ausführgang ein, der am Ende die erweiterte, bald keulen-, bald birn-, bald melonenförmige, bald kuglige Drüse trägt. Der Gang kann die zwanzigfache Länge der Drüse erreichen und legt sich in vielen Windungen zumeist über den Schlund. Die Drüse nimmt das Ende der Leibeshöhle ein.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die Drüse mit ihrem Gange weiter nichts ist, als eine Weiterbildung der unteren Drüse von *Dolium*, oder dass sie wenigstens auf eine homologe Ausstülpung hinausläuft. Allerdings ist die Structur wesentlich abgeändert und läuft auf ein energisches Ausspritzen des Secretes hinaus. Die Drüse hat nach Bergh ein enges Lumen von rundem Querschnitt. Sie ist von einem mässig hohen Epithel ausgekleidet, darauf folgt ein dünnes Lager von Ringmuskeln, dann ein dickeres Längsmuskellager, wieder eine dünne Ringmuskulatur, endlich eine sehr dicke, die Hauptmasse ausmachende Längsmuskulatur. Auch der Gang ist zäh und muskulös. Panceri lässt auf das Epithel, welches das enge Lumen auskleidet, eine schwache Längsmuskulatur folgen, darauf eine Art trennender Sehnenhaut und dann ein mächtiges Muskellager von spiraliger Anordnung.

Nach Bergh soll die sogenannte Giftdrüse bei *Conus maculosus* fehlen. Dafür wird eine supplementäre Drüse angegeben, ein länglicher Sack mit unregelmässigen Wandungen; er scheint nicht mit dem Vorderende zu münden, sondern ist ein Stück dahinter mit der Seitenwand an

Digitized by Google

der Unterseite des Oesophagus geheftet. Wenn ich richtig deute, haben wir hier die erste Stufe der ganzen Einrichtung vor uns. Die supplementäre Drüse ist wohl die Giftdrüse selbst, aber nicht in der hohen Umbildung, sondern als einfach abgegliedertes Jabot. Unterstützt wird wohl meine Auffassung einigermaassen durch den einfachen, des Blindsacks (s. o.) entbehrenden Pharynx der Species.

Rhachiglossen (XXXVIII u. XXXIX).

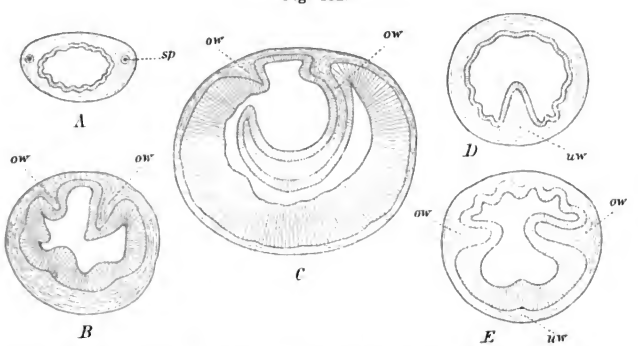
Dadurch, dass der Vorderdarm in einen langen pleurembolischen Rüssel eintritt, wird er gedehnt und gezwungen, im ausgestreckten Zustand eine ganz andere Lage einzunehmen als im retrahirten. Im ersteren zieht er gerade nach vorn. Im retrahirten bildet er im hinteren Rüsselende ein Knie, schlägt sich unter der Rüsselscheide nach vorn, um unter Bildung eines neuen Knies durch den engen Schlundring zu treten. Das Maximum erreicht wohl *Fusus proboscidifer*. Der Darm, soweit er im Rüssel ist („Rüsseldarm", Haller), wird im Raume beschränkt, lang und dünn. Der Theil, der durch den Schlundring tritt, ist nothwendigerweise ebenso eng; nur das Zwischenstück, das frei zwischen dem Hinterende der beweglichen Rüsselscheide und dem Schlundring spielt, behält die Möglichkeit, seine ursprüngliche Form zu wahren. Es bildet den birnförmigen Leiblein'schen Pharynx, mit den normalen Längswülsten und Jabotresten, welche letzteren von Haller als besondere Drüse beschrieben wurden. Hinter dem Schlundringe steht der Ausbildung des Jabots nichts im Wege, und es bildet sich in verschiedener Weise aus, bald als einfaches Jabot mit vorderem Blindsack, bald als ein förmlicher Blindschlauch, bald als eine abgeschnürte umfangreiche, birnförmige Drüse, die Leiblein'sche Drüse, deren Ausführgang noch von den drüsigen Ausstülpungen des Jabots begleitet sein kann, unter Umständen mit besonderer Anschwellung an der Einmündung des Ganges („himbeerförmige Drüse"). Im Allgemeinen ist der Vorderdarm hinter dem Schlundring einfach gerade gestreckt und ziemlich lang. Nur *Concholepas*, jene Schnecke, welche in Anpassung an sesshafte Lebensweise und in Hinneigung zur Patellen-Gestalt ihren Körper zusammendrängt, legt den Theil des Vorderdarms unmittelbar hinter der Leiblein'schen Drüse in einem Knick zusammen, bei individuellem Wechsel der Länge. Der Darm biegt zur Seite aus, um sich dann mit der nächsten Strecke im umgekehrten Sinne wieder unmittelbar an das abgebogene Stück zu legen und dann gerade weiter zu ziehen. — Von Einzelheiten Folgendes:

Nach übereinstimmender Schilderung an *Concholepas* (Haller) und *Rapana bezoar* (Amaudrut) fehlen im Rüsseldarm, der in der Wand die Speichelgänge einschliesst (s. o.), charakteristische Wülste. In der Nähe des Leiblein'schen Pharynx machen sie sich bemerklich und werden in ihnen deutlich, dabei wird der rechte sehr hoch und biegt sich nach links, eine obere Rinne abschliessend. Oben das niedrige, unten das übliche hohe Epithel mit gelben Körnchen im Pharynx, anfangs nur

Digitized by Google

über dem Kerne, weiterhin in den Jabots auch unter demselben (Haller). Der grosse Wulst bildet eine Drehung nach links; wohl deshalb, weil der Leiblein'sche Pharynx bei retrahirtem Rüssel durch die Genitalorgane nach links verschoben wird aus der Mittellinie, die er bei Ausstülpung einnimmt. Die Muskellage des Rüsseldarms verstärkt sich in der Anschwellung von innen nach aussen, zunächst eine feine Längsmuskelschicht mit vereinzelten Ringfasern, dann eine stärkere Ringfaserlage mit wenig Längsfasern, dann wieder Längsfasern mit wenig Ringfasern. Die Ringfasern wiegen vor, und man sieht oft eine Längsfaser in eine Ringfaser umbiegen, so dass die Ringfasern den Grundtypus ausmachen. Haller nimmt an, dass die Anschwellung als Saugorgan dient bei der Nahrungsaufnahme. Hinter der Verdickung schiebt sich noch

Fig. 132.



Querschnitte durch den Oesophagus von *Rapana bezoar*, in der Reihenfolge von vorn nach hinten, *A*—*C* vor, *D*, *E* hinter dem Schlundring. *C* durch den Leiblein'schen Pharynx. *ow* obere, *uw* untere Leitwülste. *sp* Speichelgänge. Nach Amaudrut.

ein kurzer Jabotrest zu einer Art unpaarer Drüse zusammen, die mit 7 bis 9 Schläuchen von hinten und unten her in den Leiblein'schen Pharynx einmünden. Fig. 132.

Der Leiblein'sche Pharynx wird reducirt in der Reihenfolge Purpuriden-Muriciden-Bucciniden-Fusiden. Bei den Fusiden ist er verschwunden (Amaudrut). Bei den Bucciniden sind seine oberen Wülste niedrig, und bei *Bullia* gleicht der rechte nur noch dem linken. Von *Volutilithes* giebt M. F. Woodward eine unpaare Erweiterung an.

Auf das enge Vorderdarmschaltstück, das durch den Schlundring geht, folgt bei *Fusus* und *Pyrula* ein einfaches Jabot mit vorderem Blindsack, ähnlich wie bei *Cypraea* oder *Cassidaria*, im Innern giebt Haller allerdings nur Längsfalten an.

Bei *Melongena* ist das Jabot nur durch einen schlanken, mit Längs-

Digitized by Google

falten ausgestatteten Abschnitt ersetzt, nicht viel weiter als der Rüsseldarm. *M. tuba* hat daran ein kurzes Coecum nach Souleyet, *M. melongena* nach Vanstone hat auch dieses nicht.

Bei Purpuriden (*Rapana*) taucht in dem Schaltstück zunächst ein (verschmolzener) unterer Wulst auf, dann dazu die beiden oberen Längswülste. Sie sind so weit nach der Unterseite geschoben, dass sie eine untere Rinne bilden, oben mit der mittleren Erhebung. Diese Rinne mit den Wülsten dringt in den Ausführgang der compacten Leiblein'schen Drüse ein, so deren Herkunft bezeugend. Bei der hohen Complication des (durch Zug und Druck vom Schlundring her?) abgeschnürten Organs erscheint es im Schnitt als eine acinöse Drüse, umgeben von schwacher Muskulatur. Die Drüse ist besonders compact bei *Concholepas* und *Monoceros*, weniger bei *Murex*. Sie zieht sich hinten aus in nicht mehr secernirende Zipfel. Bei *Purpura* drängt sie sich so zwischen den Eingeweiden ein, dass ihr Vorderende sich an und um den Darm schmiegt und ihn umfasst.

Drüsige Jabotaussackungen ziehen sich bei *Murex* am Ausführgange entlang, bei *Concholepas* setzen sie schon eine Strecke vor der Leiblein'schen Drüse am Vorderdarm ein und ziehen bis zu dieser. Bei *Murex trunculus* (Haller) und *Jopas sertum* (Amaudrut) bilden sie eine mehr weniger abgeschnürte, himbeerförmige Drüse an der Einmündung des Ganges.

Bei den Voluten weicht die Leiblein'sche Drüse ab, sie geht in einen Schlauch über, erinnert also an *Dolium* und die Toxoglossen. Bei *Voluta* und *Neptuncopsis* ist er derb und cylindrisch und namentlich bei der ersteren von enormer Länge, bei *Volutilithes* dagegen ist das Coecum dünnwandig und sackartig (M. F. Woodward).

Von *Fulgur* zeichnet Bouvier, ohne weitere Erklärung, als Leiblein'sche Drüse gelegentlich einen weiten Schlauch, der sich erst kurz nach vorn erstreckt und dann scharf umbiegt und lang nach hinten zieht, mit einzelnen seitlichen knotenartigen Blindsäcken (Journ. de Conch. 40. 1892).

Halia hat einen ähnlichen engen langen Schlauch, von Poirier als „Siphon" bezeichnet. Er mündet (scheinbar oben) an gleicher Stelle zwischen den unteren, hier aufhörenden Wülsten. Die oberen gehen glatt weiter. Von P. Fischer war früher angenommen, er ginge hinten in den Magen.*)

Auf Grund dieser Schlauchbildungen kommt Bouvier zu dem Schluss, die Leiblein'sche Drüse nicht nur im Allgemeinen, sondern im

*) Das Verständniss für *Halia* ist noch keineswegs gesichert. Die Lage der kropfartigen Erweiterung (Fig. 128) reizt dazu, sie als Leiblein'schen Pharynx anzusehen; doch kann der davor einmündende Schlauch nicht als Leiblein'sche Drüse gelten. Gegen die Auffassung der Erweiterung als Magen spricht seine für die Rhachiglossen ungewöhnlich weite Verlagerung nach vorn.

Digitized by Google

Speciellen mit der Giftdrüse der Toxoglossen zu homologisiren und sie davon abzuleiten. Er geht von Formen aus, bei denen der hintere, ausgezogene Abschnitt etwas ampullenartig anschwillt und selbst noch muskulöse Wände haben kann. Der Ausführgang soll dann allmählich drüsig werden, mässig bei *Buccinum*, stärker bei *Nassa*, und dann häufig zunehmend, wobei zwei Loben, schräg hintereinander gelegen, sich herausbilden. Sie enthalten schliesslich hohe Blätter, die bei *Magilus* vorn schräg, von rechts nach links hinten sehen, dann umgekehrt von links nach rechts hinten in immer stärkerer Umbiegung zur Längsrichtung. Schwerlich kann die unmittelbare Ableitung in diesem Sinne geschehen sein.

Der Darm, der bei *Concholepas* hinter der Leiblein'schen Drüse den Winkel von 0° bildet, ist im Innern noch drüsig, mit derben Zotten, die in Längsreihen gestellt sind, also wohl auf wenige Wülste zurückgehen. Nachher werden sie abgelöst von der auch bei den übrigen üblichen feinen Längsfaltung des letzten Vorderdarmstücks.

Oswald weist am Oesophagus von *Buccinum* nach, dass nach hinten zu sich immer reichlichere Becherzellen zwischen das flimmernde Cylinderepithel einschieben; vereinzelt sind die Drüsenzellen sogar unter das Epithel getreten, zwischen denen ihr Hals einmündet, wie bei der äusseren Haut.

2. Der Magen mit der Leber (Mitteldarmdrüse).

(XXXIII—XXXIX. Fig. 133.)

Versteht man unter dem Magen im Allgemeinen jenen erweiterten Darmtheil, welcher die Lebergänge aufnimmt, so ist doch die Bestimmung keineswegs ein morphologisch genauer. Die Erweiterung beginnt bisweilen, allerdings nur selten, bereits eine ganze Strecke vor jener Mündung; auf der anderen Seite, nach dem Dünndarm zu, ist die Begrenzung noch viel schwankender. Ein mässig langer, schlauchförmiger Magen von gleichbleibendem Kaliber zeigt aufs Deutlichste die normale Zusammensetzung aus einer Leitrinne und der Drüsenkrause oder dem Jabot; und zwar verlangt dieser Aufbau um so mehr Beachtung, als er sich bei Vertretern systematisch ganz verschiedener Familien wiederfindet, sofern nur die Gestalt eines einfachen Darmstückes gewahrt bleibt. Dabei ist es wegen der Torsion nicht leicht zu entscheiden, ob die obere oder untere Leitrinne erhalten geblieben ist. Die Wahrscheinlichkeit, nach Lage und Entwicklung, spricht für die obere. In den meisten Fällen treten indess Verschiebungen ein und zwar, wie es scheint, dadurch, dass die Leberentwicklung mit der Aufwindung zusammen die Symmetrie stört. Dann pflegt sich die obere Leitrinne zu verkürzen, die untere aber als grosse Curvatur auszubauchen, so dass ein sackförmiger Magen entsteht, wobei man den Sack als eine Art Coecum betrachten kann. Durch die Unterschiede im Wachsthum der beiden Leitrinnen sowohl als durch

Digitized by Google

weitere Ablenkung und Vergrösserung der unteren kann an dem Blindsack noch ein schlauchförmiges Coecum heraustreten, bald als gerade Verlängerung, bald als gekrümmter oder spiralgewundener wurmartiger Fortsatz.

Solche Verschiedenheiten bedingen mancherlei Abweichungen in der Structur der Wand, worunter am auffälligsten verschiedene cuticulare Erhärtungen, wahrscheinlich im Gefolge von Nahrungsänderung, hervortreten. Sie mögen theils als Schutz gegen Harttheile, theils als Triturationsmittel, als Kauzähne, dienen.

Das grösste Gleichmaass tritt umgekehrt ein bei übermässiger Verlängerung zu einem cylindrischen Schlauche, die mit entsprechender Verlängerung des ganzen Darmes zusammenhängt, ebenfalls in Folge von veränderter Ernährung, bei den Docoglossen.

Die Leber ist anfangs im embryonalen Leben bei manchen Formen doppelt und symmetrisch und entspricht mit ihren weiten Mündungen vollkommen den Drüsentaschen des Neomeniendarmes. So bleibt sie auch bisweilen im Alter. In anderen Fällen ist sie in der Anlage bereits unsymmetrisch, wobei sich bisher nicht immer entscheiden lässt, ob die grössere Leber (bez. „der grössere Leberlappen") die rechte oder die linke ist. Ein solcher Zustand kann sich ebenfalls erhalten. Es kann aber die kleinere, meist rechte Lebertasche während der Ontogenie sich wieder zurückbilden und einfach in und mit der Magenwand verstreichen, so dass in der That nur eine Leber zur Ausbildung kommt. Da aber auch beide Lebern während der Entwicklung mit ihren Mündungen zusammenrücken können und schliesslich nur einen gemeinsamen Ausführgang haben, so lässt sich an einer erwachsenen Form mit nur einer Mündung kaum mit Sicherheit feststellen, ob die Drüse als paarige oder einseitig unpaare zu gelten habe.

Andere Unterschiede laufen auf die relative Lage der beiden Lebern hinaus. Beide können, mehr oder weniger parallel und nebeneinander, im Gewinde liegen, die eine kann im Gewinde, die andere mehr in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle liegen, was sich nach systematischen Gruppen scheidet.

Höchst auffallend ist der Umstand, dass die Lebern, die sich doch ursprünglich in Symmetriestellung einander gegenüber liegen, ihre Mündungen während der Entwickelung weit von einander bis an die entgegengesetzten Enden eines gestreckten Magens verschieben können, ohne dass dadurch die übrige Symmetrie desselben, die sich in Leitrinne und Drüsenkrause ausspricht, gestört zu werden braucht. Andererseits scheint die Asymmetrie der Leber wieder von grossem Einfluss auf die Ausgestaltung des Magens werden zu können. Diese scheinbare Ungereimtheit dürfte mit der zeitlich sehr wechselnden Anlage der Leberausstülpungen zusammenhängen und diese wieder mit der Dotternenge. Je geringer diese, um so früher bildet sich die Verdauungsdrüse aus. — Und damit zum Einzelnen!

Digitized by Google

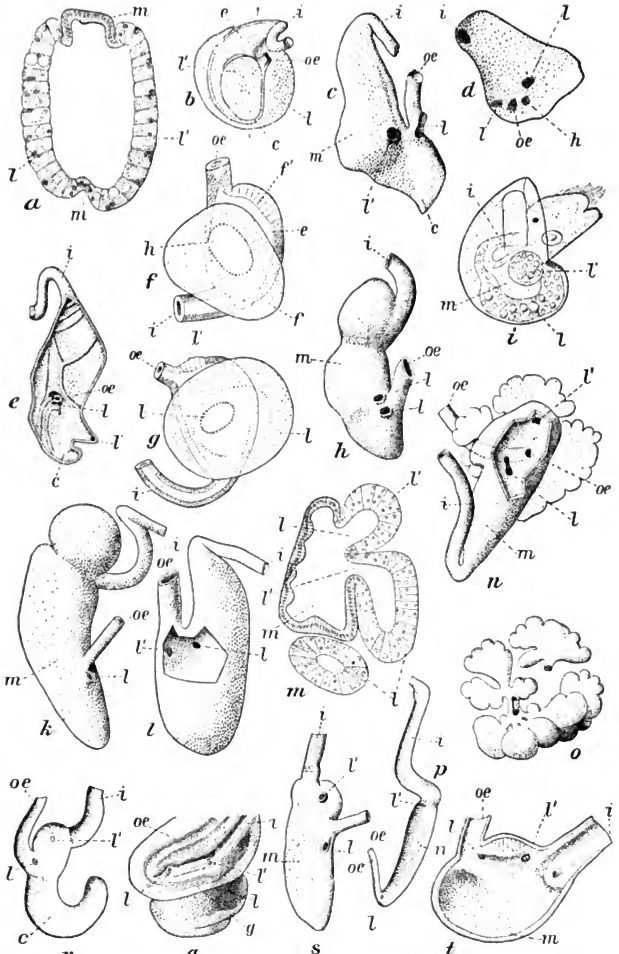


Fig. 133. Magen- und Leberverhältnisse. ***a*** Querschnitt durch den embryonalen Magen von *Neritina fluviatilis*. ***b*** Magen eines *Neritinaembryos*. Die rechte Leber ist weggenommen. ***c*** Magen der erwachsenen *Neritina*. ***d*** *Emarginala fissura*. ***e*** *Monodonta crassa*. ***fg*** *Paludina embryonen*. ***h*** *Bythinia tentaculata*. ***i*** *Embryo* von *Rissoa membranacea*. ***k*** Dieselbe, erwachsen. ***l*** *Littorina neritoidea*. ***m*** Schnitt durch Leber einer jungen *Neritina*. ***n*** *Calyptraea sinensis*. ***o*** Leber derselben. ***p*** *Natica monilifera*. ***q*** *Ranella gigantea*. ***r*** *Nassa reticulata*. ***s*** *Buccinum undatum*. ***t*** *Murex erinaceus*. ***c*** *Coecum*. ***g*** *Gonade*. ***i*** Darm. ***l, l'*** rechte, linke Leber, bez. deren Oeffnungen. ***m*** Magen. ***oe*** Oesophagus. Nach H. Fischer.

Digitized by Google

Docoglossen (XXXIII).

Der Magen bildet einen mässig langen cylindrischen Schlauch, der in einer völligen Kreislinie zusammengekrümmt ist und unter Umständen am Vorder- oder Hinterende sich in noch kleinere unregelmässige Windungen legt. Ueberhaupt wechselt die topographische Anordnung etwas, je nach der Ausbildung der Geschlechtsorgane (Willcox).

Vorn beginnt der Magen mit einem scharfen Absatz, ja mit einer kleinen Ausbuchtung (etwa wie unser Dickdarm), die H. Fischer bereits als Coecum nimmt. Am Hinterende kann die Abschnürung gegen den Dünndarm scharf sein oder sich allmählich vollziehen. Die Unterschiede sind bei den verschiedenen Patellen, Helcion, Acmaeen, Lottien ganz unbedeutend.

Die Lebermündung liegt vorn gleich in der Nähe des Einganges, bei den Cyclobranchen nur wenig weiter rückwärts als bei den Monobranchen. Fraglich bleibt die Anzahl der Lebern, ob eine, ob zwei verschmolzene. Entwicklungsgeschichtliche Aufschlüsse fehlen. Von Monobranchen giebt Haller zwei Gänge an, von den Patellen einen. Fischer hält eine Falte, die in den Mündungsgang hineingeht, fraglich für den Beweis von Verschmelzung. Willcox nimmt bei *Acmaea* eine einfache Drüse an. Haller beschreibt bei den Monobranchen einen grossen Hinterlappen, der fast alle Organe in der Leibeshöhle deckt, einen rechten vorderen Lappen, von denen der linke Theil wieder in drei oder vier kleinere Lappen zerfällt. Da aber besondere längere Gänge sich nicht herausheben, vielmehr die Drüsenmasse durchaus unmittelbar an den Darm stösst, lässt sich über die tiefere Gliederung vorläufig kein Aufschluss gewinnen. Der Aufbau besteht aus dichtgedrängten kleinen verzweigten Aussackungen, bei denen man den Werth mehr in der Längs- oder in der Querrichtung suchen kann; die Blindsäckchen sind in beiden Richtungen so wenig verschieden, dass die Autoren die Drüse bald tubulös, bald acinös nennen. Willcox fand Nahrungstheile in den Lebergängen.

Durch den ganzen Magen gehen flimmernde Leitrinnen, oder doch eine. Haller beschreibt eine ventrale (d. h. obere), zwischen zwei Längsfalten. Am Ende des Magens erheben sie sich bei *Patella* zu hohen Wülsten. Das übrige Epithel flimmert nicht, zerfällt aber in zahlreiche feine Längsfalten, die indess nur durch abwechselnde grössere oder geringere Höhe der Epithelzellen zu Stande kommen. Willcox spricht bei *Acmaea* von einer ventralen und einer dorsalen, bezw. lateralen Längsfalte.

Rhipidoglossen (XXXIV u. XXXV).

Durch den Nachweis paariger, bisweilen fast symmetrischer Lebern wird ein primitiver Zug festgehalten. Die Bildung des Coecums erreicht andererseits hier einen hohen Grad und schafft abweichende Verhältnisse.

Puncturella. Der enge Oesophagus tritt ziemlich weit hinten in einen sackförmigen Magen, das Coecum ein, welches sich nach vorn etwas

Digitized by Google

verengert und einen schlauchförmigen Abschnitt bildet; er liegt oberhalb und links vom Schlund. Die paarigen Lebern liegen annähernd symmetrisch unter dem Magen, nur die linke schiebt hinten einen Lappen darüber. Die Mündungen liegen symmetrisch neben der Cardia. Auf der ventralen (bez. dorsalen) Seite des schlauchförmigen Theiles zieht eine Flimmerrinne entlang, von zwei Längsfalten gesäumt. Im Coecum wird die Structur unregelmässig, auch geht hier noch eine Falte von den Lebermündungen nach dem Grunde; hier wird die Deutung erschwert. Zudem soll im Magengrunde die Wand ringsum flimmern. Ihm kommen ausserdem kleine, tubulöse Drüsencrypten zu. Sonst ist hier die Oberfläche glatter, als im schlauchförmigen Theil. Mit anderen Worten, im Schlauchmagen kommt das Jabot besser zur Ausbildung. Die Drüsencrypten, denen Haller, ohne directen Beweis, die Bildung von Magensäure zuweisen möchte, sind von einem cubischen Drüsenepithel ausgekleidet. Die Seiten des Schlauchmagens haben, wie der Grund, ein hohes Cylinderepithel mit keulig vorragenden freien Enden. Während aber das des Grundes gelbe Secrettröpfchen führt, fehlen diese hier. Dafür führen die Enden, ähnlich wie bei Docoglossen, einen Stäbchensaum. Haller möchte daraus den Schluss ziehen, dass das Coecum der Drüsenabscheidung, der Schlauchtheil aber allein der Resorption zu dienen habe (1411), ein Schluss, der auf alle Prosobranchien übertragen wird, der aber in dieser Ausdehnung schwerlich Berechtigung hat.

Fissurella. Emarginula. Das Coecum setzt sich als gerundeter Sack etwas schärfer gegen den Schlauchtheil ab. Nach Haller würde die Cardia ganz vorn liegen, nach Fischer weiter hinten, wie bei *Puncturella.* Die inneren Verhältnisse liegen ähnlich; doch sind die Lebermündungen vorhanden, was sich daraus erklärt, dass die linke Leber in zwei Lappen zerfallen ist. Daraus, dass längere Lebergänge noch nicht ausgebildet sind, erklärt sich Haller's Angabe, wonach man eine grössere Anzahl von Lebermündungen wahrnimmt. Derselbe Autor möchte auch noch den Magentheil, in den die Lebern münden, als dritten abgliedern. Das Epithel, mit den gelben Secretkörnchen, irisirt im frischen Zustande blau und violett.

Haliotis. Auf einen weiten längeren Anfangstheil folgt an der Umbiegungsstelle, wo die Lebermündungen liegen, ein sackförmiger Theil, welcher in ein besonders abgesetztes Coecum von der Form bald einer Gemskrucke (Haller), bald einer Planorbischale (Wegmann) übergeht. Dann kommt wieder der schlauchförmige nach vorn gerichtete Abschnitt. Mit anderen Worten: Der Magen in diesem Umfange entspricht nicht dem der vorhergehenden Genera, der erste Schlauchtheil gehört in Wahrheit dem Oesophagus an, der somit weit und durch keine Cardia gegen das Coecum abgesetzt ist. Dieser Auffassung entspricht völlig die innere Structur. Der erste Schlauchtheil hat rings dichte Längsfalten. An der Umschlagstelle zwischen beiden Schenkeln stauen sie sich zu einer Art Klappe. Die beiden Lebern

Digitized by Google

münden, wie Haller sagt, „hintereinander"; die Auffassung ist wohl nicht ganz correct. Wegmann lässt die Mündungen unter einer hohen Falte liegen, welche, niedriger geworden, in den stark aufgewundenen Spiralanhang eindringt, aus dem eine zarte Falte hervorkommt. Diese geht weiter nach der ventralen (eigentlich dorsalen) Rinne im dritten Abschnitt, welcher Jabot-Structur hat. Haller beschreibt in der ersten Hälfte des Abschnitts ein normales Jabot, die Leitrinne, zu der die Querfalten senkrecht stehen. Die zweite Hälfte, die etwas enger ist, wird dadurch abgegrenzt, dass sich zwei Querwülste als Taschenklappen stärker erheben und ein Ventil darstellen, welches den Rückfluss der Nahrung in den Magen verhindert. (Die wichtigere Bedeutung s. u.!) Auch in der zweiten engeren Hälfte hinter den Klappen herrscht noch Jabot-Structur, jedoch mit weniger vorspringenden Querfalten. Nach Wegmann ist der dritte Abschnitt etwas abweichend gebaut, im Anfang ein derbes Jabot zu beiden Seiten der Leitrinne, doch so, dass eine Querfalte nach der dorsalen (eigentlich ventralen) Seite in unregelmässigen sehr derben Längswülsten enden. Sie möchten vielleicht den Taschenklappen Haller's entsprechen, die näher nach dem Magen liegen. Ein zweiter engerer Abschnitt ist durch die Leitrinne und unregelmässige Querwülste gekennzeichnet.

Um auf das eigentliche Coecum zurückzukommen, so lässt Haller die von den Lebermündungen ausgehende Falte nicht bis in den kurzen Spiralanhang hineinreichen, während, wie erwähnt, in den stark aufgewundenen, langen, die Falten nach Wegmann tief eindringen, wohl Grund genug, in der Schiefstellung der Lebern und in der unregelmässigen Abweichung der ventralen Leitrinne die Ursache der verschieden starken Ausstülpung und Aufwindung des Spiralanhangs zu erblicken.

Wie unsicher hier, in Folge dieser Unregelmässigkeit, die Begriffsstimmung wird, zeigen die Autoren. Wegmann lässt bloss die beiden ersten Abschnitte, d. h. den Oesophagustheil, der am wenigsten hergehört, und das Coecum zusammen als Magen gelten, nennt sogar eine Stauung der ösophagealen Längsfalten an der kleinen Curvatur Pylorusklappe und rechnet den Jabotabschnitt dem Darm zu. Haller nimmt alle drei Abschnitte zusammen als Magen. Eine correcte Auffassung hätte den ersten Abschnitt zum Oesophagus, den dritten zum Darm zu rechnen, bez. zum Vorder- und Mitteldarm, und dürfte nur das Coecum als Magen gelten lassen.

Ob die Leber als paarig oder unpaar zu gelten hat, bleibt unsicher. Jedenfalls besteht sie aus einem Vorder- und einem Hinterlappen von lockerem Gefüge.

Von Trochiden haben wir die ältere Abbildung Souleyet's von *Turbo*, die Haller weiter ausgeführt hat. Auch H. Fischer hat die Gruppe vorgenommen und *Monodonta* untersucht. *Turbo* hat grosse Aehnlichkeit mit *Haliotis*, doch ist der erste, eigentlich ösophageale Abschnitt kürzer, der Schlauchtheil enger und länger, das Coecum grösser,

Digitized by Google

und sein Spiralanhang sitzt nicht im Fundus, sondern links in halber Höhe; er bildet vier Umgänge. Bei *Monodonta* fehlt der erste Abschnitt, der Oesophagus tritt mit enger Mündung durch eine kreisförmige Cardialfalte. Dicht daneben liegt eine in zwei getheilte Leberöffnung, die andere ziemlich weit ab in besonderer Nische. Von der ersten geht eine Tasche in den kurzen Spiralanhang. Bei *Turbo* sind diese Beziehungen weniger klar, Haller lässt eine Falte bloss die Mündung des Drüsenanhanges umgreifen. Umgekehrt ist die Leitrinne im pyloralen Schlauchtheil bei *Turbo* viel klarer, bei *Monodonta* ziehen sich hier verschiedene Falten hin, die vor der Hand der Deutung spotten. Das Coecum, das hier besonders aufgewunden zu sein pflegt, mündet verschieden ein, bei *Trochus* und *Turbo* mehr dorsal, bei *Phasianella* mehr nach der ventralen Seite verschoben.

Neritiden. Zu den älteren Untersuchungen von Claparède, Moquin-Tandon treten neuere von Bergh, Haller, H. Fischer, Lenssen, theils auf Neriten, meist auf *Neritina* bezüglich. Von *Titiscania* giebt Bergh einen rundlichen Magen und eine einfache Leber an. Von *Nerita* theilt Haller wieder den Magen ein in einen rundlichen Sack und einen engeren oder conischen Schlauchabschnitt. Ersterer nimmt viele Lebergänge auf in zwei Gruppen, die durch eine derbe Falte getrennt sind. Letzterer hat zwei vorspringende Längswülste mit feineren Längsfalten dazwischen, also die wimpernden Leitrinnen zwischen den oberen Wülsten. Für *Neritina* hat H. Fischer jene Figur gegeben, die den Querschnitt des embryonalen Magens dem des Neomeniendarms gleichsetzt, nur sind die unteren Leitwülste, wie so häufig, zu einem verschmolzen. Wenn sich die Lebern mehr abschnüren, bildet sich das sackförmige Coecum aus. Der schlauchförmige Pylorustheil ist ziemlich weit. Hier setzt Lenssen ein. Nach ihm ist das Epithel des Coecums dunkel gefärbt, noch dunkler das des pyloralen Abschnittes. Dieser hat deutlich dorsale Flimmerwülste und ein quergefaltetes Jabot, eben den dunklen Abschnitt. Wenn wir von Leussen's Irrthum nur einer Lebermündung absehen, ist doch seine Beschreibung des inneren Reliefs sehr ausführlich. Am Auffallendsten ist ein Kamm, der wohl zwischen den Lebergängen beginnt und nach unten in das Coecum geht, mit gefalteter Oberfläche; er scheint den verschmolzenen unteren Wülsten zu entsprechen. Er kommt zu stande durch ausserordentlich verlängerte Cylinderzellen, welche eine dicke, schwach quergestreifte Cuticula tragen. Sie hat eine scharfe Schneide (XXXV. 4). Der ganze Fundus des Coecums hat ein ähnliches, aber niedrigeres Epithel. Sein Ueberzug wechselt, zum Theil ist er eine dicke geschichtete Cuticula, zum Theil tragen die Zellen weitere homogene Ausscheidung, zum Theil wieder feine, freie cilienartige Fortsätze, zum Theil ebensolche Stäbchen, aber mit dem homogenen, höchstens schwach körnigen Ueberzug. Es bleibt unklar, ob sich's um Cilien oder breite Stäbchensäume handelt, welche nachträglich durch eine ausgeschiedene Grundsubstanz zur Cuticula verklebt werden.

Digitized by Google

Taenioglossen (XXXV—XXXVIII).

α. Valvata zeigt ihre Alterthümlichkeit, indem sie nach Bernard und H. Fischer die Lebern paarig symmetrisch anlegt und behält. Der Magen ist ähnlich dem von *Neritina*, mit etwas längerem Coecum.

β. Hier schliesst sich, soweit wir sie kennen, die Gruppe an, welche eine Leber allmählich verkümmern lässt, wenn wir eben mit Fischer die Mitteldarmdrüse in den Vordergrund stellen wollen. Ich thue das, weil sich bei Haller anscheinend verschiedene Versehen eingeschlichen haben.

Die Littorinen haben als Embryo zwei asymmetrische Lebern, die rechte ist kleiner. Beim weiteren Wachsthum gleicht sich's wieder ziemlich aus. Beide steigen hoch in die Spira auf, bei *L. obtusata* lassen sie sich noch trennen, bei *L. littorea* verschränken sie sich aufs Innigste ineinander. Die Lebermündungen liegen wie bei *Neritina*. Das Coecum ist ein Sack, der glatt in den Schlauchtheil übergeht. Die obere Leitrinne ist deutlich.

Die Calyptraeiden haben in Folge der Gedrungenheit das Coecum zur Seite geschoben. Bei *Crepidula* giebt Plate einen sehr grossen Magensack an, der sich fast bis zur hinteren Spitze des Intestinalsacks ausdehnt. Er ist bei *Crepidula, Janacus, Ergaea* und *Crucibulum* weiter als bei *Trochita*. Haller meldet für die Gattung *Crepidula* nur eine Leber, Plate dagegen zwei; Haller hat die Mündung der Vorderleber für Drüsenkrypten genommen. H. Fischer's Darstellung von *Calyptraea* stimmt damit überein. Der Embryo hat zwei ungleiche Lebern, die rechte ist kleiner. So bleibt das Verhältniss bis ins Alter. Die Lebermündungen liegen beide gleich weit von der Cardia entfernt. Das Relief der Wand des Coecums ist bei *Crepidula* complicirt genug und erinnert in einer Hinsicht an *Neritina*. Auf einem derben Faltenwulst liegt die Cardia und die vordere Lebermündung, die hintere unter der Falte. An den Wulst schliesst sich ein anderer schmaler, der spitz und scharf endigt. Er ist in der einen Längshälfte mit hohem Cylinderepithel bedeckt, ohne Cuticula, in der anderen, kahnförmigen, aber noch mit einer sehr dicken Cuticula, die mit scharfer Kante vorspringt. Den schlauchförmigen Abschnitt rechnet Haller hier zum Darm, er zeichnet, ohne Beschreibung, deutlich zwei obere Längswülste, und eine untere, gelbe, drüsige Masse, das Jabot (1410, III.).

Die älteren Beschreibungen von *Bythinia* (Lehmann z. B.) haben wenig Interesse. H. Fischer schildert ein kurzes Coecum und noch zwei annähernd kuglige Abschnitte, an deren Grenze der Dünndarm weiter geht. Sie entsprechen dem schlauchförmigen Theil, wobei man anzunehmen hat, dass das Jabot eine ähnliche untere Aussackung bildet, wie etwa bei *Dolium galea* am Vorderdarm (s. o.). Die beiden Lebermündungen liegen an der Cardia. Die Lebern sind sehr ungleich; aber es lässt sich nicht entscheiden, welche die grössere ist, die rechte oder

Digitized by Google

die linke. Schon beim Embryo liegen die Verhältnisse der Torsion wegen unklar.

Soweit sich Vermetus nach Lacaze-Duthier's älterer Darstellung beurtheilen lässt, ist das Coecum ähnlich dem von *Bythinia*. Von den ungleichen Lebern mündet die eine nahe am Oesophagus, die andere gegenüber am Dünndarm. (H. Fischer.)

Cyclostoma hat nach Garnault zwei sehr ungleiche Lebern, deren Mündungen neben der Cardia liegen. Die grössere hat einen langen Ausführgang, der indess wieder mit Drüsenläppchen besetzt ist. Der Magen bildet ein ziemlich langes Coecum und einen conischen schlauchförmigen Theil. Beide sind durch eine Ringfurche äusserlich schon getrennt. Das Coecum lässt ebenso schon von aussen eine Längsfurche erkennen, die von den Lebermündungen nach dem Fundus hinab und an der anderen Seite nach dem Conus hinaufsteigt. Im Innern erscheint sie als Leitrinne, zwischen deren Schenkeln die Magenwände wulstig vorspringen, anscheinend um die richtige Fortleitung des Inhalts bis in den Fundus zu gewährleisten. Der ganze Magen reagirt in allen Zuständen des Hungers und der Sättigung deutlich alkalisch. Die Cylinderzellen haben einen deutlichen Stäbchenraum, nach Garnault's Meinung, um Secrete austreten zu lassen, in Wahrheit vermuthlich zur Resorption, wofür wohl auch die Füllung mit Tröpfchen oberhalb und unterhalb des Kernes zeugt.

Von *Paludina* haben wir die älteren Beschreibungen von Cuvier, Leydig, Moquin-Tandon, Lehmann, von denen die ersten am höchsten stehen. Die richtige Deutung konnte erst später kommen. H. Fischer zeigt, dass das Archenteron anfangs zwei ziemlich gleiche Ausbuchtungen bildet, die linke ist wenig grösser. Sie wächst allmählich stärker aus, während die rechte umgekehrt zurückgeht und schliesslich wieder in der Magenwand verstreicht. Die linke rückt ventralwärts median und schnürt sich immer mehr ab. Die Mündung liegt weit von der Cardia entfernt, wie denn auch der Magen dadurch abweicht, dass er kein Coecum bildet, sondern darmartig bleibt. Von den Falten, die Leydig unterschieden hat, vorn fächer-, an der Leber ringförmig, und wonach man drei Magenabtheilungen unterscheiden kann, lassen nur die ersten sich als Jabotrest erkennen. Interessant ist der Umstand, dass den embryonalen Leitrinnen die Cilien fehlen in Folge der Viviparität, welche den selbständigen Nahrungserwerb hinausschiebt.

Bei *Rissoa* wird nach H. Fischer die rechte Leber ähnlich angelegt, um dann zu verkümmern. Anders ist der Magen; er hat ein deutliches conisches Coecum; vom schlauchförmigen Abschnitt schnürt sich das hintere, nach vorn gelegene Jabotende als besonderer kugliger Blindsack ab.

Adeorbis scheint sich nach Woodward ähnlich zu verhalten.

Die Melaniiden, von denen H. Fischer *Pachychilus* und einen jungen *Semifusus* untersuchte, haben gleichfalls nur eine Mitteldarmdrüse. *Pachy-*

Digitized by Google

chilus hat einen grossen Magen mit zwei Abtheilungen. In der grösseren liegt wieder ein horniger Cuticularsattel, wie bei *Neritina*. Ebenso bei Cerithien. Berkeley und Hofmann beschreiben aus der hinteren Magenabtheilung von *C. teloscopium* sogar eine Reihe wirklicher Zähnchen, wie Keferstein citirt.

γ. Zu einer anderen Reihe rechnet H. Fischer die Formen, bei denen zwei Lebern vorhanden sind und ihre Mündungen weit getrennt haben. Die eine Mitteldarmdrüse reicht bis in den Grund der Spira und hat ihre Mündung an der Cardia, die andere liegt weiter vorn oder doch weniger tief im Gewinde und mündet am Pylorus. Hierher gehören theils alterthümliche oder aberrante, theils die höchsten Formen. Der Magen verhält sich äusserst wechselnd.

Die Cypraeiden haben einen schlauchförmigen Magen, u-förmig gekrümmt („ohne Coecum"). Nach H. Fischer münden die beiden Lebern getrennt gegen die Mitte. Von *Cypraea lurida* giebt delle Chiaje zwei Lebern an, deren Ausführgänge zu einer Mündung zusammenrücken. Entsprechend beschreibt Haller von *C. testudinaria* nur eine Lebermündung, ebenfalls im mittleren Theil, gelegentlich daneben eine zweite kleinere. Damit hängt die Structur zusammen. Der vordere Schenkel hat ein wabiges Gefüge, wobei ein bestimmtes Feld des Wabennetzes (XXXVI. 4. II.) constant grösser bleibt. Im mittleren Theil zieht, an das Netz sich anschliessend, an der grossen Curvatur entlang eine Rinne, von Längsfalten begrenzt, bis in eine unbedeutende Aussackung. — Ich halte es für selbstverständlich, dass der vordere Schenkel mit der Wabenstructur, wenn auch gleich weit wie der andere, eigentlich zum Oesophagus gehört und dass die Tasche den Rest eines spiraligen Coecums darstellt.

Für *Ampullaria* hat Bouvier entgegen den alten Angaben von Blainville und Troschel zwei weiter getrennte Lebergänge nachgewiesen.

Für die Naticiden lauten auch die jüngsten Feststellungen widersprechend. Haller meldet sowohl bei *Natica* (*N. mammilla* und *N. lineata*) wie bei *Sigaretus* eine Leber und eine Mündung, H. Fischer dagegen *N. monilifera* zwei weit getrennte Mündungen, jedenfalls, da er besonderen Werth darauf legt, mit Recht. Zwischen ihnen ziehen Längsfalten. Der Magen sieht nach Haller's Beschreibung wesentlich anders aus. Der enge Oesophagus mündet hinten ein. Nach Fischer wäre das Organ ein Schlauch, der am Pylorus weiter wäre. Nach Haller dagegen haben wir umgekehrt an der Cardia ein Coecum, von dem aus der schlauchförmige Magen sich gleichförmig nach vorn gegen den Enddarm verengert. Sehr eigenartig ist das Jabot entwickelt. Die feinen Längsfalten des Enddarms dringen weit bis in den Magen hinein vor, hier scharf endend, so dass die wahre Grenze sich erst beim Oeffnen ergiebt. Bei *Natica mammilla* geht eine von den Längsfalten als oberer Wulst noch nach vorn auf die kleine Curvatur des Magens über, wo sie bald endet. Sehr charakteristisch ist das Jabot in der grossen Curvatur vom Coecum bis zum Enddarmbeginn. Eine grössere Anzahl feiner Quer-

Digitized by Google

spalten, mehr oder weniger regelmässig, führt in flache drüsige Aussackungen. Bei *N. mammilla* liegen sie alle erst wieder auf einem wulstig verdickten Wandtheil. Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass wir's hier mit einer unten zusammenstossenden Drüsenkrause zu thun haben, mit unterdrückter unterer Leitrinne. Bei *Sigaretus* ist die Arbeitstheilung weiter gegangen. Der Umriss des Magens ist ein schiefes Parallelogramm mit nach hinten gerichteter Spitze. An der vorderen Spitze tritt der Enddarm aus. Dieser äusserlich einförmige Magen zerfällt nun in drei Theile. Die hintere Spitze ist ein Coecum mit engem Eingange und mit gesägtem freiem Hinterrande; die Sägezähne entsprechen Drüseneinsackungen, das Coecum ist eine abgeschnürte Jabotaussackung. Der kurze mittlere Theil nimmt die Leber auf, er ist innen glatt, mit Leitrinnen, die allerdings bis zur Unkenntlichkeit abgelenkt sind. Der grosse vordere Theil hat, in scharfer Abgrenzung, sehr feine und dichte Längsfalten. Er gehört eigentlich bereits dem Drüsen- oder Enddarm an.

Darf man hier die Lamellariiden anreihen, dann findet man hier nach Bergh einen kurzen halbkugligen Sack, das Coecum, mit mehreren Leberöffnungen, Leitrinne und jabotartige Falten der grossen Curvatur, der conische Theil, der zum Dünndarm gehört, ist schärfer abgesetzt (1068 Taf. P., Fig. 10)*).

Von den höheren Formen machen die Strombiden Schwierigkeiten wegen der gar zu stark abweichenden Beschreibungen. Von *Pteroceras* haben wir die alte Angabe von Quoy, wonach der gestreckte Magen ein kurzes, gedrungenes Coecum hat an der Cardia, nach vorn gerichtet; Huxley giebt dafür zwei Leberöffnungen an. Dazu die neue Arbeit von M. F. Woodward (s. o.). Haller hat *Strombus gigas*, *Str. troglodytes* und *Rostellaria* untersucht, Bergh *Strombus gigas* und *Terebellum*. Nach Haller liegen nun Cardia und Pylorus, Oesophagus und Dünndarm unmittelbar nebeneinander, der Magen ist ein ovaler Sack mit einem nach vorn gerichteten, lang zugespitzten Coecum, das ich dem Spiralanhang an die Seite stellen würde. Bergh dagegen lässt, ohne genügende Abbildung, den Magen gestreckt sein, mit Cardia und Pylorus, wie es scheint, an entgegengesetzten Enden. Dazu giebt Bergh Längsfalten (obere Leitwülste) und eine federförmige Falte (das Jabot) an nebst drei Lebermündungen. So dringend neue Nachuntersuchung so bekannter Formen ist, so glaube ich zunächst Haller folgen zu sollen. Deutlich ist nach ihm allerdings bloss eine Leberöffnung, in der Nähe der Cardia, an der Grenze des gestreckten Spiralanhangs. Die Wülste und Falten des Coecums sind schwierig zu deuten. Der Eingang zum Anhang wird

*) Gewöhnlich stellt man auch die Phoriden und Nariciden in diese Gegend des Systems. Wir verdanken Bergh beide Schilderungen (1338). Leider fehlen hier die Abbildungen; und wenn sich Bergh für *Phorus s. Onustus* auf die Aehnlichkeit mit dem Strombidenmagen beruft und im Einzelnen entsprechend beschreibt, so kommen wir dabei zu keiner Klarheit. Ich muss mich daher auf den Hinweis beschränken, dass der Magen von *Xenophorus* eine höckrige „chitinisirte" Platte zu enthalten scheint.

Digitized by Google

durch zwei Längswülste verengert, offenbar die Leitwülste, in parallel symmetrischer Anordnung, welche die Streckung des Anhangs zu bedingen scheint. — Hier ist einer Bildung zu gedenken, die Bergh als Krystallstiel beschreibt. Sie lag im Magen von *Strombus* mitten im Speisebrei, und zwar als dünner chitinartiger Körper von complicirter Gestalt, dessen beide Abschnitte in verschiedene Magenabschnitte gehören. Da der Autor unsicher ist, ob sich's um losgelöste Wandtheile handelt, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich's als eine Cuticularplatte deute (vergl. o.). Dabei stütze ich mich auf Woodward's Schilderung von *Pterocera*. Hier ist der Magen durch zwei vorspringende halbmondförmige Wülste in drei Abtheilungen geschieden, an der Cardia liegt die eine, am Pylorus die andere Leberöffnung. Neben letzterer mündet ein langes, schmales Coecum, das unter dem Mantel links verläuft bis nahe an den Vorderrand zum Ende des Osphradiums (Fig. 134). Es enthält einen Krystallstiel. Die halbmondförmigen Falten haben einen starken Cuticularbelag; und wenn er sich, dünner, auf die Zwischenwand ausdehnt, dann mag wohl das Gebilde herauskommen, das Bergh sah.

Tiphobiiden. Nach dem Magen gehört *Tiphobia* hierher, nach Moore. Der Magen hat einen Blindsack mit Krystallstiel.

Die Tritoniden, Triton und Ranella, haben einen u-förmigen Magen, einfach als erweitertes Stück des Tractus. Allerdings ist die morphologische Begrenzung wieder unsicher genug. Triton hat beide Magenschenkel gleichweit, bei Ranella ist der vordere viel weiter als der hintere, nach vorn gerichtet. Gleichwohl enthält der letztere die beiden Lebermündungen, die eine an der hinteren Wechselstelle, die andere weiter nach dem Enddarm zu. H. Fischer ist consequent genug, nur dieses Stück als Magen gelten zu lassen, das vordere aber dem Vorderdarm zuzuweisen. Allerdings ist auch bei den von ihm untersuchten Species, *R. gigantea*, der erste Schenkel enger. Die Lebern münden unter klappenartigen Vorsprüngen. Zwischen ihnen ist ein deutliches Jabot ausgebildet.

Cassidaria hat die Lebermündungen noch weiter auseinander treten lassen (H. Fischer).

Dolium würde sich nach Haller anschliessen. Doch liegen die Leberöffnungen weit näher zusammen noch im vorderen Schenkel. An der Cardia hat dieser noch eine halb abgeschlossene untere Ausstülpung, die man wohl nicht als Magencoecum, sondern als eine abermalige ventrale Vorderdarmausstülpung (vergl. o.) aufzufassen hat. In der Gegend der Lebermündungen beginnt auch hier an der grossen Curvatur eine Jabotbildung, die sich bis weit in den hinteren Schenkel verfolgen lässt. Im Uebrigen herrschen zahlreiche Längsfalten.

Rhachiglossen (XXXVIII—XXXIX).

Genaueres ist wiederum wenig bekannt. H. Fischer giebt an den untersuchten Formen zwei Leberöffnungen an, Haller wohl irrthümlich

Digitized by Google

bloss eine (1410, I.). Die Magenanatomie passt nicht ganz zu der üblichen Systematik. So weicht *Sipho* von *Buccinum* ab, wiewohl beide in eine Familie gestellt zu werden pflegen, die Nassiden stimmen mehr mit ihm, wie wohl man sie abtrennt.

Sipho hat nach Fischer einen schlauchförmigen Darm mit den Lebermündungen an beiden Enden und einer Leitrinne mit doppelter Drüsenkrause in der Mitte, genau die Bildung von Ranella. *Buccinum* und *Nassa* dagegen haben ein starkes Coecum, bei *Buccinum* gerade, bei *Nassa* sichelförmig gekrümmt, also mit Spiralanhang. Die Lebermündungen liegen zu beiden Seiten der Cardia, bei *Buccinum* etwas weiter getrennt. Embryonen von *Nassa* beweisen, dass die mit der Gonade ins Gewinde aufsteigende Mitteldarmdrüse die linke, die vordere die rechte ist. Bei *Buccinum* buchtet sich die Magenwand zwischen Cardia und Pylorus mit der vorderen Lebermündung kuglig aus, mit strahligen Jabotfalten. In dem ersten Dünndarmabschnitt zeigt sich noch eine deutliche Leitrinne, dann kommt der eigentliche Enddarm mit feinen Längsfalten.

Melongena melongena ist nach Vanstone ausgezeichnet durch einen schmalen u-förmigen Magen mit einer unregelmässigen Reihe harter Cuticularwarzen, wie denn auch die Längsfalten des Oesophagus am Magen mit freien harten, klauenartigen Verlängerungen enden. Der Cuticula scheinen vereinzelte Zellen eingelagert zu sein, nach der Basis zu ist sie fibrillär, ohne klares Resultat.

Bei *Concholepas* concentrirt sich der Magen zu einem kugligen Sack mit zahlreichen Ringfalten; der erste Darmtheil, den Haller noch zum Magen rechnet, hat eine deutliche obere, ventral verdrehte Leitrinne mit feinen Längsfalten zwischen zwei stärkeren oberen Wülsten und einem wabigdrüsigen Jabot in der unteren, nach oben gedrehten Hälfte. *Monoceros* und *Purpura* beschreibt derselbe Autor ebenso, doch ohne den Schlauchabschnitt; hier tritt nur ein starker Ringwulst auf. Nach Fischer werden die Lebern im Embryo unverhältnissmässig spät angelegt, wegen des Dotterreichthums.

Bei *Murex* ist auch nach Fischer der Magen kürzer und weiter, die Leberöffnungen sind einander näher gerückt. Zwischen ihnen eine Leitrinne, zu beiden Seiten eine ungleich breite Drüsenkrause, an der Cardia wohl ein Coecum durch eine besondere Vertiefung angedeutet.

Abbildungen, die gelegentlich den Darm berücksichtigen, wie die, welche Woodward von Voluten giebt, zeigen deutlich eine Querfaltenanlage.

Toxoglossen (XXXIX).

Bergh beschreibt den Darm der Coniden, freilich bloss äusserlich, als einfachen Schlauch, ohne jede Magenbegrenzung. In der Mitte etwa mündet der weite und verzweigte Gang der grossen Leber, welche eine Anzahl von Windungen in der Spira mitmacht. Daneben liegt aber noch

Digitized by Google

die quere Oeffnung einer kleineren Mitteldarmdrüse, die der Autor als Nebenleber bezeichnet.

3. Der Bau der Leber (XXXVII, 10—13).

Charakteristisch ist in erster Linie der durchaus einheitliche histologische Bau, es giebt nach übereinstimmenden Berichten der Autoren keinen Gegensatz zwischen dem Epithel der Drüsenschläuche und dem des Ausführwegs; überall tritt das erstere unmittelbar bis an das Darmepithel heran. Ob allerdings die wimpernden Wülste hier und da in die Oeffnungen eingreifen, bleibt noch zu prüfen. Die Umhüllung ist die des Darms, also Bindegewebe; ob mit Muskelfasern? Boutan giebt für *Fissurella* eine dünne Membran aus, platte Zellen mit schwärzlichem Pigment. Die Verästelungen der Drüse drängen sich so, dass den Blindzipfeln der selbstständige Charakter genommen wird, daher die Autoren bald von acinösem, bald von tubulösem Bau reden. Wo bei dem gegenseitigen Druck kleine Spalträume bleiben, dienen sie als Blutsinus (Willcox).

In Bezug auf die eigentlichen Leberzellen sind die monographischen Arbeiten natürlich hinter den rein histologischen von Barfurth, Frenzel, Biedermann und Moritz zurückgeblieben, bei denen allerdings vorwiegend die Pulmonaten in Betracht kommen, so gut wie betr. der physiologisch-chemischen Functionen.

Der Eindruck der Zusammengehörigkeit zwischen Leber- und Darmepithel, bez. Jabot, wird wohl am stärksten, wenn das Coecum des Magens dunkel gefärbt ist. So haben bei *Haliotis* sowohl Gallengänge als das Coecum schwärzliches Epithel mit grünen Körnchen, wobei nur der Cilienbesatz einen Unterschied machen soll. Dazu Kalk in der Leber.

Die ganze hier vertretene Auffassung steht mit der von F. Sarasin in Einklang, wenn er darauf hinweist, dass in der Entwicklung (von *Bythinia*) die Leberzellen als dotterverdauende Entodermzellen ihren Charakter gar nicht zu ändern brauchen.

Die meisten Monographen finden in der Leber zweierlei Zellen, wobei sie sich verschieden stellen in Bezug auf die Deutung, ob nicht die eine, seltene Form, die Tinctionsmitteln zugänglicher ist, nur die jugendliche Vorstufe der andern sei. Haller kommt zu dem Schluss. Boutan kennt bei *Fissurella* nur eine Sorte, keulenförmige, mit grossem, basalem Kern, oben mit gelben Körnchen, Bernard beschreibt die Zellen von *Valvata* bald als cubisch, bald als cylindrisch, bisweilen längsstreifig, bisweilen mit Vacuole, die, solange sie noch schlecht begrenzt erscheint, mit groben Plasmagranulationen gefüllt ist, oder die, scharf umrissen, bräunlich sphärische Secretkörnchen enthält, maulbeerförmig gehäuft. Willcox findet bei *Acmaea* das Ganze ähnlich, indess Cilien, die oft verklebt sind und an Lenssen's Schilderung vom Coecum der *Neritina*

Digitized by Google

erinnern (s. o.), oben ein helles Bläschen mit centralem Körnerhaufen, weiter kleinste Vacuolen, oft in Streifen, die man für Resorptionsbahnen halten möchte. Dazwischen seltener die jüngere Form.

Die meisten Prosobranchienlebern hat indess Frenzel untersucht, der bei ihnen die drei bei den Mollusken verbreiteten Elemente meist wiederfand,

α. Körnerzellen, Barfurth's Leberzellen,

β. Keulenzellen, Barfurth's Firmentzellen,

γ. Kalkzellen.

α. Die Körnerzellen sind im Allgemeinen cylindrisch, weder keulenförmig, noch conisch; blasenartige, gesonderte Ballen erfüllen den oberen Theil, es bleibt wenig Plasma übrig in der Basis. Der Kern zeigt nie karyokinetische Figuren, die auf Theilung hinwiesen. Das freie Ende hat einen Härchensaum, bald aus kurzen, bald aus langen Elementen gebildet, bald wimpernd. Bei den Vorderkiemen, einschliesslich der Heteropoden, soll nur der kurze Saum vorkommen.

Der rundliche, blasenartig gesonderte Ballen enthält in erster Linie farbige Körner, ausserdem aber auch Fettkügelchen und Eiweissklümpchen.

Die Körner, meist bräunlich, sind von verschiedener Zahl und Grösse, 8 oder 9 bei *Pterotrachea*, *Fissurella*, *Natica*, 10 bis 18 bei *Haliotis*. Sie liegen einzeln getrennt oder in zusammenhängenden Päckchen bei *Patella coerulea*. Die Grösse der Körner ist specifisch constant, als sehr gross müssen die von *Vermetus gigas* gelten, mit 10 μ Durchmesser, die von *Fissurella messen* 7 μ, *Haliotis* 6 μ, *Dolium* 6 μ, *Pterotrachea* 7 μ, *Murex* 4 bis 5 μ. Die Körner sind kreisrund bei *Triton*, eckig bei *Haliotis* und *Vermetus*. Meist haben sie eine rauhe, runzelige Oberfläche, so bei *Fissurella*, *Dolium*, *Triton*, *Pterotrachea*.

Die Kornfarbe wechselt etwas, bei *Vermetus* sind sie rothbraun; je reifer sie werden, um so intensiver ist der Ton, gelbbraun sind sie bei *Haliotis*, *Fissurella*, *Patella*, *Dolium*, noch heller bei *Natica* und *Pterotrachea*.

Der Inhalt der Körner besteht aus stark lichtbrechenden Granula; und zwar sind die Granula der Prosobranchien klein und zahlreich. Als kleine Puncte stellen sie sich dar bei *Pterotrachea*, *Trochus*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Dolium*, sie fehlen bei *Patella* sowie in unreifen Körnern. Zumeist sind die Granula dunkler als der Korngrund, es ist bei *Murex brandaris* und *trunculus* das Korn gelbbräunlich, die Granula dunkler, ähnlich bei *Paludina*, bei *Cerithium vulgatum*, dagegen sind die Körner hellbraun und die Granula blass. Vorläufig lässt sich mit diesen Unterschieden nichts weiter anfangen, so wenig wie das Stroma des Kornes, Quellungserscheinungen bei der Reife u. dergl. nähere Deutung zulassen.

Wo Fettkügelchen vorkommen, sind sie meist viel kleiner als die Körner, bei *Haliotis*, *Vermetus* u. a.

Die Eiweissklümpchen der Körnerballen erscheinen wie geronnen,

Digitized by Google

meist sind sie grösser als die breiten Körner; sie nehmen bei den Vorderkiemern den obersten Theil des Ballens ein und treten wohl regelmässig auf. Bei *Haliotis* enthalten fast alle Ballen noch Kalkkörper, welche sich zwischen die feinen Körner und die Eiweissklümpchen lagern und sie trennen.

β. Die Fermentzellen sind von sehr verschiedener Form, meist aber zum Schluss keulenförmig über die freie Epithelgrenze herausragend, anfangs wohl dreieckig, dann spitz conisch, nachher cylindrisch.

Sie scheinen allen Vorderkiemern zuzukommen, ausser *Patella*, so gut wie sie auch den Chitonen fehlen, die nur Körnerzellen haben*).

Auch die Keulenzellen besitzen einen meist gesonderten Secretballen, der mehr oder minder stark gefärbte Einschlüsse von flüssiger, schleimiger oder halbfester Consistenz enthält, dazu, wie bei α, Fettkügelchen und Eiweissklümpchen. Bei *Vermetus* sind die Fermentklumpen, einer oder zwei, gleich von Anfang an fester, gross, cacaobraun; ähnlich bei *Cheritium*, *Natica*,, *Triton*. *Cyclostoma*.

Kalk findet sich nicht in den Keulenzellen; ebensowenig liessen sich karyokinetische, mitotische Erscheinungen nachweisen, trotzdem junge Zellen nicht selten sind.

Die Secrete von α und β stimmen in ihrem Verhalten insoweit überein, als der Farbstoff durch Glycerin und Fettlösungsmittel, Alkohol, Chloroform u. a. mehr oder weniger vollständig extrahirt wird, die Körner von α dagegen leisten Widerstand gegen Säuren und Alkalien, in welchen sich die Fermente der Keulenzellen schliesslich lösen.

γ. Die Kalkzellen bleiben stets niedriger als das andere Leberepithel, mit meist dreieckigem Querschnitt. Sie erreichen also die freie Fläche niemals. Frenzel hält sie für Bindegewebszellen.

Sie fehlen bei *Patella*, *Haliotis*, *Paludina*, wohl auch bei *Fissurella*. Sie finden sich, wie bei *Chiton*, bei *Cerithium*, *Dolium*, *Triton*, *Murex*. An und für sich hängen sie also nicht absolut vom Kalkgehalt des Organs ab, da *Haliotis* Kalk zwar in der Leber beherbergt, aber nicht in besonderen Kalk-, sondern in den Körnerzellen (s. o.).

Der Kalk, meist in grossen Körnern, ist zum geringsten Theil als Carbonat abgelagert, aber auch als Phosphat, vielmehr scheint es sich um verschiedene organische Verbindungen zu handeln. Auch sind die Kalk-

*) Der wichtigen Bedeutung dieser Zellform wegen citire ich Frenzel's Angabe über die Verbreitung wörtlich: „Diese Fermentzellen haben eine ganz allgemeine Verbreitung, mangeln vor allem nicht den Cephalopoden, wie es bei den Körnerzellen der Fall war. Dennoch existiren Mollusken, wo sich auch nicht einmal eine Andeutung derselben auffinden lässt, und bei anderen Mollusken haben sie ein ganz anderes Aussehen, so dass sie sich schwer mit ersteren zusammenstellen lassen. Sie fehlen, wie auch Bela Haller angiebt, bei den Chitonen, ferner bei *Patella*, wahrscheinlich auch bei *Fissurella* und bei den Pteropoden. Sehr zweifelhaft ist ihr Vorhandensein bei einer Reihe von Lamellibranchien, z. B. bei *Ostrea*, *Solecurtus*, *Mytilus* u. s. w., sowie bei einigen Prosobranchien, wie *Murex* und *Fusus*. Abweichend sehen sie aus bei den Heteropoden, bei *Dolium*, *Tethys* und *Marconia tethydea*."

Digitized by Google

körner durchaus nicht einheitlich und homogen, es kann beim Auflösen ein Stroma übrig bleiben oder gar noch eine ziemlich grosse gelbe Innenkugel, wie bei *Dolium*.

Die Angaben Barfurth's, Krukenberg's, Creighon's, wonach die Gastropedenleber, ähnlich wie die der Wirbelthiere, Glycogen, Calciumphosphat, Fett, Taurin, Harnstoff u. a. aufspeichern soll, beziehen sich fast durchweg auf die Pulmonaten und müssen für die Prosobranchien erst nachgeprüft werden.

4. Dünn- und Enddarm (XXXIII—XXXIX).

Legt man die Ableitung des Darmes von dem der Aplacophoren zu Grunde, dann erscheint der kürzeste Tractus als der ursprüngliche. So hat ihn etwa *Cypraea*, wo vom Magen aus ein einfach sich allmählich schwach verjüngender Schenkel im Bogen nach hinten zieht, um sich am Hinterende der breiten Athemspalte im After zu öffnen; hier haben wir einfach einen ziemlich weiten Enddarm. In den meisten Fällen wird zwischen dem Magen und dem Rectum ein Dünndarm von sehr verschiedener Länge interpolirt; seine Windungen legen sich in den verschiedenen Gruppen ziemlich wechselnd an, bald oberflächlich, bald und zumeist in die anderen Organe eingebettet.

Schon durch den letzteren Umstand wird die gewöhnliche Auffassung, als entwickle sich der Darm aus dem der Diotocardien durch Verkürzung, widerlegt. Am besten wird man thun, wenn man den Schlauchtheil des Magens mit dem Rectum als ein anfänglich zusammengehöriges Stück betrachtet, also den Dünndarm als eine Einschiebung des Rectums nimmt. Genauere Grenzbestimmungen sind nach dieser Betrachtungsweise unthunlich.

Der Dünndarm ist innen glatt oder mit feinen Längsfalten versehen, das Rectum hat stärkere Längsfalten, unter denen zwei Leitwülste nochmals besonders hervortreten. Die Wülste geben meist dem auf einer vorspringenden Analpapille liegenden After ein sternförmiges Aussehen. Die Längsfalten des Dünndarms entstehen meistens durch verschiedene Höhe der Epithelzellen, die des Enddarms beruhen auf wirklicher Faltung, so dass Bluträume und Bindegewebe in die Wülste eindringen. Das Rectum liegt überhaupt in einem Sinus. Ueber die Durchbohrung des Herzens bei Rhipidoglossen s. u. Der Enddarm scheint immer, der Dünndarm meistens zu wimpern.

Im Einzelnen verhält sichs folgendermaassen.

Das längste Intestinum haben die Docoglossen. Ancistromesus bleibt mässig, lang wirds bei echten Patellen, am längsten bei den Nacelliformen, *Nacella* und manchen Patellen (s. o.). Unter den Monobranchien hat *Lottia* einen längeren Darm als *Scurria*, an die sich etwa *Acmaea* anschliesst. Das Rectum ist lang und eng, es umfasst wohl eine ganze Windung. Aeusserlich ist es nicht abgesetzt, bloss durch das Auftreten der starken Längsfalten (Haller). Nach Gibson springen

Digitized by Google

zwei nicht nebeneinander liegende, sondern durch andere getrennte Falten, im Querschnitt verzweigt, besonders vor. Nach Wegmann verschwindet die Leitrinne oder Rhachis im Dünndarm allmählich, das Rectum aber hat zwei hohe Falten, und nur diese. Der Dünndarm wimpernd. Der Enddarm hat nach Haller bei den Monobranchen ein niedriges Cylinderepithel mit dünner Cuticula. Cilien sollen fehlen(?). Bei Cyclobranchen sind umgekehrt die Zellen hoch und schmal, dazwischen vereinzelte Becherzellen.

Die Rhipidoglossen haben noch immer ein langes Intestinum, aber schon kürzer, und zwar verkürzt sich's in der Reihenfolge *Puncturella*, *Fissurella*, *Haliotis*, Trochiden (Haller). *Titiscania* hat nach Bergh ein ziemlich langes Intestinum, länger als das Thier, bei Neriten wird es wohl doppelt so lang. Die weiten Windungen von *Nerita* und *Nacella* sind topographisch am genauesten von Quoy dargestellt, die von *Neritina* durch Claparède. Längsfalten des Rectums ergeben bei *Neritina* und *Titiscania* 4 oder 6 kurze Lebern auf der Analpapille um den After. Nach Lenssen wimpert der Dünndarm von *Neritina*. Im Anfange des Rectums tritt ein hoher, flimmernder Leitwulst hervor, während die übrige Wand ein niedriges cilienfreies Epithel trägt. Nachher entstehen mehr Längsfalten, theils durch wirkliche Faltung, theils durch verschiedene Zellhöhe. Bei *Fissurella* hat nach Boutan das Intestinum eine glatte Fläche, im Rectum erst treten Falten auf, die Leitrinne aber bleibt immer deutlich. Bei *Haliotis* hat der erste Schenkel, vom Schlauchtheil des Magens bis in die rechte Leibeshöhlenaussackung vor dem grossen Schalenmuskel, nach Wegmann viele feine Längsfalten, der nächste, nach hinten ziehende hat glatte Wände, nur die Leitrinne mit ihren beiden Längswülsten bleibt. Das nach vorn ziehende Rectum bekommt sechs gleich hohe Längsfalten, die ebenso viele Papillen um den After bilden. Ein kräftiger Sphincter verschliesst diesen (Haller). Innen herrscht ein gleichmässiges Cylinderepithel, nach dem After zu wimpernd, mit gelben Körnchen verschieden beladen.

Taenioglossen. Den kurzen Cypraendarm s. o. *Paludina* hat ein längeres Intestinum eingeschaltet (Cuvier), ähnlich *Cyclostoma*, dessen Dünndarm ähnlich erweiterungsfähig ist (Garnault). *Valvata* dagegen hat ein ganz kurzes, das nur am Magen ein kleines Knie bildet. *Modulus* verhält sich nach Souleyet etwa wie *Paludina*, ein längerer Dünndarm und weiter Enddarm, ähnlich *Adcorbis*, *Natica*, *Sigaretus* (Haller), die Lamellarien (Bergh) halten etwa die Mitte zwischen *Cypraea* und *Valvata*. Der Enddarm von *Natica* kann drei- bis viermal so weit sein als der Magen (H. Fischer). Eine starke Verlängerung finden wir bei den Calyptraeiden, die sich dadurch auszeichnet, dass sämmtliche Windungen an der Oberfläche des Intestinalsacks verlaufen (Haller). *Trochita* hat noch den kürzesten Dünndarm, einen kurzen Schenkel nach hinten, einen langen, wellig geschlängelten nach links, und den langen Enddarm nach rechts, bei *Crucibulum* werden die Schlängelungen stärker, bei *Crepidula*

Digitized by Google

bilden sich Schenkel aus mit scharfen Umschlagstellen. *Janacus* und *Ergaea* schliessen sich an *Crepidula* an. *Vermetus* hat nach Lacaze-Duthiers gleich nach dem Magen ein zusammengeknäueltes Dünndarmstück. Die höheren Formen haben relativ kurzen und geraden Verlauf. Bei den Tritoniden setzt sich das Rectum gut gegen das kurze Dünndarmstück ab, bei Strombiden erweitert sichs nochmals zum Schluss vor dem kurzen Afterdarm. Am schärfsten ist die Differenz bei *Pteroceras*, wo ein sehr enger Dünndarm sich in eine Schlinge legt, um dann in das weite Rectum zu münden. Auffallend ist die Länge des in mehrere Schlingen gelegten Dünndarms bei *Tiphobia* (Moore), dass weite Rectum hat zwei starke drüsige Längsfalten.

Histologische Angaben macht besonders Garnault von *Cyclostoma*. Während der conische Theil wimpert, fehlen die Cilien im cylindrischen Dünndarm. Die Cylinderepithelien enthalten gelbe Tröpfchen im proximalen Theil, der distale ist tinctionsfähiger. Durch verschiedene Zellhöhe entstehen Längsfalten. Das Rectum hat flimmernde Cylinderzellen mit grauen Granulationen, dazwischen Becherzellen. Eine besonders starke Längs- oder Leitfalte tritt auch hier hervor. Bernard zeichnet von *Valvata* mehr einen gleichmässig weiten, wimpernden Enddarm.

Die Rhachiglossen haben ein ähnlich kurzes Intestinum, das sich als Enddarm erweitert, wie die longicommissuraten Neotaenioglossen, relativ lang noch bei *Concholepas*.

Von Toxoglossen ist der einfache Schenkel, welchen der ganze Darm bildet, ohne weitere Unterscheidung bereits erwähnt. Hier sind nur ganz vorn an Rüssel und Vorderdarm charakteristische, starke Umbildungen eingetreten, das Uebrige bleibt primitiv.

Analdrüse.

Nachdem Lacaze-Duthiers bei *Purpura* eine dunkelbraune Drüse entdeckt hatte, die in den Enddarm eintritt, unweit des Afters, sind ähnliche Bildungen mehrfach beobachtet worden, sporadisch im System vertheilt. Namentlich hat Haller ihnen nachgespürt.

Einen kleinen Drüsenschlauch giebt er an von *Puncturella*, etwas tubulös verzweigt von *Natica* und *Sigaretus*, einen langen braunen Schlauch bei *Purpura*, namentlich lang bei *P. persica*, schwach verzweigt und eng anliegend bei *Monoceros*, lang und mit vielen Seitenverzweigungen bei *Murex*, endlich noch ein kleines Drüschen bei *Strombus* vor der letzten Erweiterung des Enddarms.

Hystrichoglossen.

Während des Drucks schalte ich hier nachträglich die wichtigsten Daten vom Darm der *Pleurotomaria Beyrichi* ein nach M. Woodward (die Radula s. o.).

Zwei compacte Speicheldrüsen mit normalen Gängen.

Digitized by Google

Die Radulascheide sehr gross, wohl 5 cm lang und mehr, in den Vorderlappen der rechten Niere eingebettet.

Die Buccalmasse enthält zwei Paar Knorpel. Der kurze Hinterknorpel allein scheint frei; an ihm befestigen sich die meisten Muskeln. Der andere Knorpel, lang und seitlich comprimirt, scheint noch die Verschmelzungslinien zwischen Vorder-, unterem und oberem Seitenknorpel zu bewahren, ohne dass genauere Deutung möglich wäre.

Von den Muskeln, die an die Buccalmasse herantreten („extrinsic muscles"), scheinen die Protractoren viel stärker entwickelt als die Retractoren. Woodward unterscheidet folgende:

a. Seitliche Protractoren. Jederseits drei Paar, von den Kopfseiten zum Hinterende der Buccalmasse.

b. Ventrale Protractoren. Jederseits ein kräftiges Band von der Unterlippe zum Hinterknorpel.

c. Fünf oder sechs Muskelzüge jederseits, die wohl als Beuger der Radula zu deuten sind.

d. Ventrale Retractoren; zwei kurze Muskeln von der Körperwand gerade über den Pleuro-Pedalconnectiven zum Hinterende des Pharynx.

e. Der Depressor, ein kleiner Muskel gerade vor c zur Unterseite des Kopfes. — Von den inneren Muskeln („intrinsic muscles") ist der obere Radulaspanner der stärkste. Ihm stehen drei Paar untere, von der Innen- und Aussenseite des Knorpels, aussen mehr von vorn und mehr von hinten, gegenüber. Vom Hinterknorpel läuft ein kräftiges Band aussen seitlich von den Vorderknorpeln; die Wirkung besteht in der Divergenz der vorderen Knorpelenden. Endlich der unpaare Quermuskel, welcher unten herumläuft und sich an den Aussenflächen des Vorderknorpels inserirt.

Der Darm beginnt mit complicirter Erweiterung, die Woodward als Kropf bezeichnet. Oben und unten bleibt eine Leitrinne, jederseits mit guten Wülsten. Zwischen den unteren liegt vorn eine ovale Verdickung, einer unteren Zunge (s. o.) entsprechend. Rechts und links führt eine Spalte in Schlundsäcke. Doch ist nicht ganz klar, wie weit sie sich nach hinten gegen die erste Drüsenkrause abgrenzen. Ausser an der Vorderseite haben wir darin einen dichten Zottenbesatz, wie bei *Haliotis*, jede Zotte stark drüsig mit einer Blutlacune im Innern. Nach hinten verjüngt sich's zu einem glatten Oesophagusrohr.

Der Magen zerfällt, wie so oft, in einen rechten, nach hinten laufenden Abschnitt, der, zwar durch einen Sphincter vom Schlund abgeschlossen, im Grunde genommen zu ihm gehört, und in einen linken rückläufigen, den eigentlichen Magen. Beide sind durch eine Einschnürung und namentlich durch eine vom Boden sich erhebende Falte getrennt. Hinter der Falte, also in dem zweiten Abschnitt, mündet die spaltförmige, einfache Leberöffnung; darüber liegt, ebenfalls an der Grenze, ebenfalls zum zweiten Abschnitt gehörig, das Spiralcoecum, so stark aufgewunden, als bei irgend einem Trochiden. Der eigentliche

Digitized by Google

Magenabschnitt zeigt nach dem Intestinum zu, nach den Abbildungen zu urtheilen, Reste der Drüsenkrausen, die im Text nicht beachtet wurden.

Der Dünndarm läuft zunächst noch etwas nach vorn und biegt sich dann zum Magen zurück, steigt dann senkrecht auf, durchbohrt Pericard und Herzkammer, macht eine neue Schlinge und tritt in die Kiemenhöhle ein, anfangs mehr rechts, schliesslich in der Medianlinie. Die Afteröffnung liegt noch ein Stück hinter dem Ende des Mantelschlitzes, zum Unterschied von *Pl. Adansoniana* nach Dall.

Irgendwelche tiefgreifende Abweichungen von Rhipidoglossen bestehen nicht.

Krystallstiel (Fig. 134).

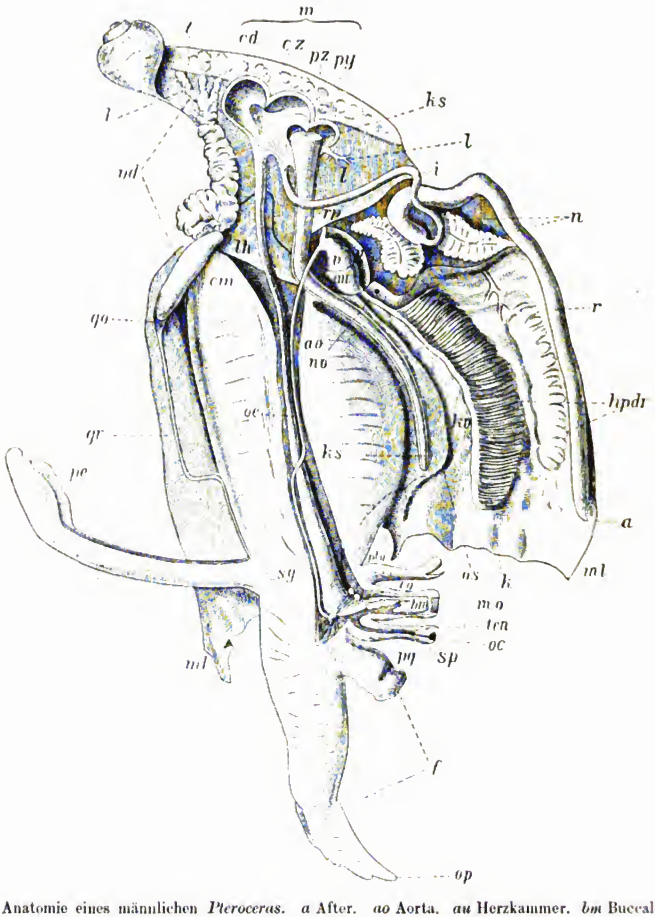
Angaben über Absonderungen, die im Darmcanal aufgespeichert werden, giebt es zwar eine Anzahl, doch lauten nur wenige sicher, in manchen Fällen werden auch Harttheile der Magenwand, die als Triturationsapparate dienen mögen, als Krystallstiel beschrieben. Ich habe oben versucht, der Bergh'schen Darstellung von den Strombiden eine solche Deutung zu geben. Die älteren Daten rühren meist aus einer Zeit her, welche jene Cuticulargebilde noch nicht kannte. Zuerst meldete Collier 1829 einen Krystallstiel von Strombusarten, von *Trochus turritus* und *Murex vertagus*, worunter sicherlich ein Cerithium zu verstehen sein wird. Huxley gab 1853 die Bestätigung für *Pteroceras*. Moquin-Tandon fand bei *Bythinia* einen langen knorpeligen Stab; Jhering meldet einen Krystallstiel bei *Lithoglyphus*. Die genaueren Angaben sind spärlich genug. Haller fand gelegentlich bei *Fissurella* hier einen cylindrischen Darmpfropf, der mit abgerundeter Basis in dem betreffenden Abschnitt von *Fissurella* sitzt, wo er wahrscheinlich von der schalenförmigen Fläche der vorspringenden Wülste abgeschieden wird (XXXIV. 8). Er kommt nur zeitweilig vor. Im conischen Theile des Intestinums von *Cyclostoma*, das man ebenso gut zum Magen rechnen könnte, fand Garnault bei hungernden Thieren ebenfalls eine Art Krystallstiel, der mit einem Faden in den Magen hineinragt, am anderen Ende aber, am Beginn des cylindrischen Dünndarms, scharf abgeschnitten ist. Der Autor hält ihn für ein Product der Leber (Fig. 123).

Moore giebt den Krystallstiel von *Thiphobia* an, ebenso von *Nassopsis*, hier zwar in besonderem Blindsack neben dem Rest des alterthümlichen Spiralcoecums, das somit nichts mit dieser Absonderung zu thun hat; Woodward fand ganz ähnlich im Pterocerasblindschlauch ein wohl 10 cm langes entsprechendes Gebilde, nach dem Blindende zu spitz, das andere, abgeflacht, ragte in den Pylorustheil des Magens hinein, wo es gerade auf den feinen Cuticularkamm traf. Dieses Ende glich mehr frisch verdautem Futter, nach der anderen Seite nehmen Gleichmaass und Transparenz zu. Der Autor stellt fest, dass es sich nicht nur um Mucin handelt, sondern (zugleich?) um ein Proteid.

Man wird also wohl anzunehmen haben, dass auch bei Prosobranchien

Digitized by Google

Fig. 134.



Anatomie eines männlichen *Pteroceras*. *a* After. *ao* Aorta. *au* Herzkammer. *bm* Buccalmasse. *cd* Cardialabtheilung des Magens. *cg* Cerebralganglion. *cm* Spindelmuskel. *cz* Cardialzahn. *f* Fuss. *go* Genitalöffnung. *gr* Genitalrinne. *hpdr* Hyprobronchialdrüse. *i* Dünndarm. *k* Kieme. *ks* Krystallstiel. *kv* Kiemenvene. *l* Leber. *l*¹ Lebergang *lh* Leberhöhle. *m* Magen. *ml* Mantel. *mo* Mundöffnung. *n* Niere. *no* Nierenöffnung *oc* Auge. *oe* Oesophagus. *op* Operculum. *os* Osphradium. *p* Pericard. *pe* Penis. *pg* Pedalganglion. *plg* Pleuralganglion. *py* Pylorusabtheilung, *pz* Pyloruszahn des Magens. *r* Rectum. *rp* Renopericardialgang. *sg* Subintestinalganglion. *sp* Speicheldrüse. *t* Hode. *v* Herzventrikel. *vd* Samenleiter. Nach M. F. Woodward.

Digitized by Google

die Aufspeicherung von Futter, d. h. wohl von halbverdauter oder verflüssigter Nahrung, in ein Secret eingeschlossen, vorkommt und dass sich in einzelnen ein besonderes Organ, das Coecum, dafür ausgebildet hat. Doch kann auch an anderen Stellen die Ablagerung statt haben, so dass eine besonders prädisponirte Partie kaum vorhanden sein dürfte. Die Bedeutung der Reserve, entweder wieder gelöst und im Dünn- und Enddarm resorbirt zu werden, oder durch Flimmerepithel vorgeschoben (?), durch einen Kauzahn abgeschnitten zu werden und die Nahrung einzuhüllen und somit den Darm zu schützen, bleibt unentschieden, wenn auch die Speicherung für Hungerszeiten in erster Linie stehen mag. Wie weit aber die Erscheinung verbreitet ist, wie sie sich nach den Jahreszeiten richtet, das sind vorläufig Räthsel. Soweit sichs übersehen lässt, beschränkt sich der Krystallstiel auf Formen, die nach Art der Muscheln von Microorganismen oder von Moder leben, denn auch *Tiphobia* aus der Tiefe des Tanganyikasees kann kein Pflanzenfresser sein, und gegen die Raubthiernatur spricht der lange Darm und der kleine Pharynx. Die Speicherung fehlt anscheinend bei Raubthieren.

Innervirung des Darms.

Der ganze Darm wird von einem Nervennetz umsponnen, das vorn von den Buccalganglien, hinten von den obdominalen ausgeht. Es ist im Speciellen von Haller bei *Murex* dargestellt werden (1382).

f. Uebersicht über die Verdauungswerkzeuge; Ernährung.

Leider wissen wir noch sehr wenig von der Lebensweise und der Ernährung der Vorderkiemer, und das Verständniss für das Wenige hat unter vorgefassten, wenn auch allgemein verbreiteten Anschauungen zu leiden.

Die gewöhnliche Auffassung geht dahin, dass die alten Prosobranchien, die meisten Diotocardien, zum mindesten alle Docoglossen, phytophag waren, und dass sich daraus allmählich Raubthiere entwickelten, so dass die höheren Formen fast durchweg energische Räuber wurden. So hätten die alten Formen einen langen Darmcanal gehabt, aus dem sich durch Verkürzung allmählich der gedrungene Tractus der höheren Taenioglossen, der Rhachi- und Toxoglossen ableitete.

Diese Auffassung kann nicht aufrecht erhalten werden.

Von keinem Vorderkiemer ist ausschliessliche Tangfresserei bekannt, wiewohl es an Specialisten sonst keineswegs mangelt. Selbst *Pteroceras* hat ausser Algen, bez. Tangen, stets noch allerlei andere Dinge im Magen, und wenn Troschel bei *Dolium* gelegentlich ein Stück Tang fand, so wissen wir jetzt erst recht, dass die Ernährung eine ganz andere ist, die Schnecke lebt vorwiegend von Echinodermen.

So gut wie auf dem Lande die *Herbivorie* nicht den ursprünglichen

Digitized by Google

Zustand bildet, sondern erst auf weiten Umwegen erworben ist als letztes Ziel*), wie vielmehr der Grund in der Ernährung von niedersten Thallophyten, von Pilzen oder von verwandten, d. h. durch Bacterien aufgearbeiteten organischen Resten zu suchen ist, in Moder- und Aasfresserei und damit zusammen in Carnivorie, so hat man im Meere schwerlich auf Tange, nicht einmal auf Protophyten, d. h. vorwiegend Diatomeen und Peridineen, zurückzugehen, sondern im Allgemeinen auf Protisten oder schlechtweg auf kleine Organismen, einschliesslich der vielen Larvenformen von Metazoen, wie etwa die Muscheln alle microskopischen Organismen in ihren Darm hineinstrudeln. Es werden in der Literatur wohl oft genug Diatomeen als Mageninhalt angegeben, immer aber gleichzeitig Foraminiferen und undefinirbare animalische Reste. — natürlich, weil die Kieselschalen der Diatomeen am allerlängsten erkennbar bleiben, wie denn überhaupt Cellulose wohl zuerst so gut einen Trockenschutz abgab als eine unverdauliche Hülle des plasmatischen Inhalts, die gegen die Schnauze der Thiere schützte.

Soweit Docoglossen als Pflanzenfresser in Frage kommen, handelt sichs wohl immer um das Abweiden der Microorganismen, welche den Felsengrund (oder die Tange) bedecken, seien sie pflanzlicher, seien sie thierischer Art. Dass auf keinen Fall von strenger Phytophagie geredet werden kann, beweisen jene Formen, welche in der Tiefsee leben, wo keine Pflanzen mehr vorkommen. Reine Pflanzenfresser hätten sich schwerlich an die pflanzenlose Tiefe gewöhnen können, wie manche Docoglossen oder wie die Pleurotomarien. Mit den meisten übrigen Diotocardien dürfte es sich ähnlich verhalten.

Es fragt sich aber, ob diese gemischte Kost als die ursprüngliche angesehen werden kann. Die Frage muss wohl verneint werden. Die ältesten Weichthiere waren vielmehr Raubthiere, welche als Formen des Felsenstrandes sich an die verschiedenen Thiergruppen als Nahrung gewöhnten, die unter den gleichen Bedingungen ihre Eigenart gewannen, die Stachelhäuter, die Cölenteraten, soweit sie sich nicht durch Nesselgift zu wehren wussten, die Ascidien, die Bryozoen, sowie andere Weichthiere. Von den langsamen Vorderkiemern scheinen alle schnellbeweglichen, frei lebenden Thiere verschont zu werden, die Würmer(?), die Fische, die Krebse. Bei den letzteren scheint mir's merkwürdig, dass auch die Cirripedien, die sesshaften, nicht angegangen werden, soviel ich sehe.

Eine Anzahl von Vorderkiemern sind, nahe liegend genug, Aasfresser geworden, die keine thierische Leiche verschonen.

Die Formen des Sand- und Schlickgrundes stellen, wie es scheint, entweder den Muscheln nach, oder, aus Kalkbedürfniss, den Foraminiferen. Viele Rüssel dienen wohl zum Spüren im Boden.

Reine Tangfresser scheinen gar nicht vorzukommen.

*) Simroth, Entstehung der Landthiere. Cap. 28. Nahrung der Landthiere.

Digitized by Google

Ueberblickt man diese Reihe, dann fällt es sofort auf, dass die Aplacophoren, besonders die Neomeniiden, der ursprünglichen Nahrung am treuesten geblieben sind. Sie sind entweder als Räuber, bez. Halbschmarotzer, an Hydroiden, die sie abweiden, halbsessil geworden, oder gehen im Schlick den Foraminiferen nach, so gut wie die Dentalien.

Damit aber haben die Neomeniiden, mögen sie in der übrigen Organisation von der ursprünglichen Gestalt noch so weit abgewichen sein, den ursprünglichen Darm in unveränderter Form gerettet. Die Chitoniden, die zur gemischten Mikro-Kost, die zum guten Theil aus Bacillarien besteht, übergangen sind, sind weit abgewichen und bieten in ihrem Darm völlig veränderte Verhältnisse; daher es nicht angängig ist, die Reihe von ihnen zu den Docoglossen überzuleiten. Die Aehnlichkeit des Tractus bei beiden ist eine Convergenzerscheinung, welche auf der Anpassung an die gleiche Lebensweise beruht. Freilich mögen die Ausgangspuncte nicht eben weit von einander gelegen haben.

Ich will versuchen, eine Uebersicht über die Ernährung mit einer Begründung der Morphologie zu verbinden.

Für die Grundlage des Darms, d. h. die obere und untere Leitrinne, zwischen denen sich jederseits die verdauende Drüsenkrause ausspannt, möchte man einen doppelten Ursprung annehmen und die Drüsenkrause als entodermal, die Leitrinne als ectodermal bezeichnen, in demselben Sinne, wie Fr. Sarasin bei *Bythinia* nur die Leber aus dem Entoderm, den übrigen Darm aus dem äusseren Keimblatt ableitet (1590). Setzen wir statt Leber die Drüsenkrause mit allen ihren Umformungen (die in der Entwicklungsgeschichte bisher keine Beachtung gefunden haben), so dürften wir der Wahrheit am nächsten kommen. Die Leitfalten zeigen oft genug bis ins Innere ectodermalen Charakter, wie ihn Thiele betont, d. h. gewöhnliche Epithel- oder Stützzellen mit Schleimzellen untermischt, während von keinem anderen Darmdrüsenepithel Stützzellen gemeldet werden. Als Ausstülpungen der ectodermalen Leitfalten haben die beiden typischen Speicheldrüsen zu gelten.

Der Unterschied zwischen den Neomenien- und den einfachen Prosobranchien liegt in der Knickung, d. h. in der Umbiegung der hinteren Darmhälfte nach vorn, so dass der Darm u- oder v-förmig wird. Die Umbiegungsstelle wird zum Magen ausgeweitet, und man kann wohl dessen Aussackung, sowie die Ausweitung der Drüsenkrause zu den beiden Lebern einfach auf mechanische Stauungsmomente zurückführen. Bei der Zusammenbiegung des Darmrohrs im Winkel kommt die obere Leitrinne, die sich durchweg am besten erhält, in den hinteren Schenkel auf die Unterseite zu liegen. Die Drüsenkrause nimmt in diesem Schenkel immer ab, sie erfährt eben ihre höchste Steigerung in der Leber. Im vorderen Abschnitt wird sie in mannigfacher Weise differenzirt in der Form von hinteren Speicheldrüsen, Schlundsäcken, median verschmolzenen unteren Aussackungen von der verschiedensten Form.

Digitized by Google

Ein solcher einfacher aus zwei Schenkeln gebildeter Darm ist etwa der von *Cypraea*, *Conus* u. a.

Allerdings ist dabei noch die Torsion des Körpers in Rechnung zu ziehen, welche allerlei Verschiebungen bewirkt.

Wenn Schmarotzer bei hochgradiger Degeneration nur die vordere Hälfte des Tractus behalten, dann stellt sich die ursprüngliche Form eines weiten Leberdarmes ohne gesonderte Drüsen wieder ein (s. S. 185).

Je mehr träge Thiere in der obersten Gezeitenzone ihre Nahrung von harten Felsen abschaben, desto schneller werden ihre Zähne abgenutzt, desto länger wird die Radulascheide: Docoglossen, *Litorina*.

Je mehr bei solcher gemischter Nahrung niedere Algen vorwiegen, um so mehr verlängert sich der Darm von den Lebergängen an, Docoglossen, Rhipidoglossen, Calyptraeiden —, so gut wie die Aufnahme von Tang unter die regelmässigen Nahrungsmittel ein längeres und enges Dünndarmstück zeitigt: *Pteroceras*, vermuthlich ebenso Strombiden und Fusiden. Auch *Tiphobia* gehört wohl unter diese Gruppe, da auch sie in tiefem pflanzenleeren Wasser lebt.

Als ein gutes Beispiel dafür, dass es mehr auf die bequeme Erlangung als auf die Art der Nahrung ankommt, mag *Neritina fluviatilis* gelten, dieser „Pflanzenfresser", dessen Rectum ich mit Spongillennadeln vollgepfropft fand. Dass Schnecken aus diesen Gruppen die Aquariumwände abweiden und auf diese Weise lange Zeit frisch bleiben, beweist nicht ihre einseitige Algennahrung im Freien.

Die Cuticularauskleidung des Neritinenmagens, mit dem Kauzahn, könnte viel eher in Anpassung an die Harttheile der Schwämme erworben sein, und es scheint, dass in der That derartige Harttheile mit harter Nahrung, z. B. Foraminiferen, neben mit aufgenommenem Sand, zusammenhängen; wenigstens werden keine angegeben von Thieren, die sich bestimmt anders ernähren; Strombiden, *Pteroceras* haben solche Harttheile (Foraminiferen) im Magen, Lamellariiden, Muriciden u. a. nicht (s. u.). Als Formen, die allerlei Detritus mit Polythalamien im Magen haben, seien genannt: *Xenophorus*, *Narica*, *Strombus*, *Pteroceras*, *Nerita*, *Titiscania*, ähnlich *Hipponyx* (S. 188).

Statt die Microorganismen vom Boden abzuweiden, bemächtigt sich der sesshafte *Vermetus* ihrer auf andere Art, indem er nach Rougemont einen Schleimschleier vor dem Munde ausbreitet, der als Leimruthe dient; der Schleier wird nach einiger Zeit mit der daran haftenden Beute gefressen (1324). Der Schleim kann wohl nur aus der hoch entwickelten Fussdrüse stammen (s. o.), die bei der Sessilität sonst überflüssig wäre — Functionswechsel.

Specialisten auf Alcyonarien und Ascidien sind die Lamellariiden, die immer träg an den Stöcken gefunden werden.

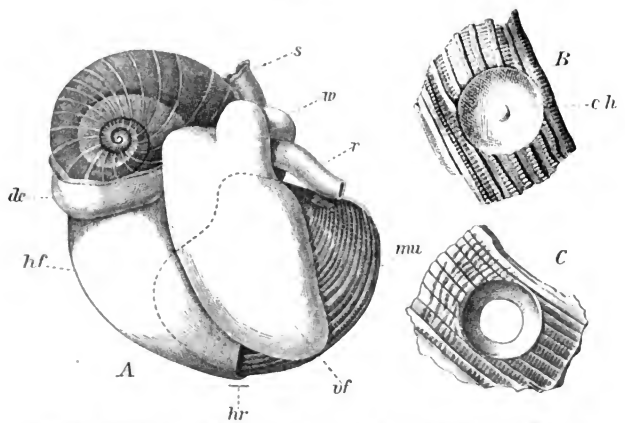
Eine andere Art Specialistenthum kommt *Dolium* und den Verwandten zu, soweit sie Säuren, vorwiegend Schwefelsäure, im Speichel führen.

Digitized by Google

Sie scheinen auf Echinodermen angewiesen, deren Calciumcarbonat von der Säure zerstört wird. Allerdings wird der Kalk wieder als Sulfat niedergeschlagen, bildet aber doch nur ein feines Gerinnsel an Stelle derber Spicula und wird möglicherweise wieder in eine resorbirbare Form übergeführt.

Wahrscheinlich haben die Weichthierfresser als eine besondere Kategorie der Specialisten zu gelten, mit Sonderanpassungen, die ganz getrennt von denen der Echinodermatophagen erworben wurden. Es sind *Natica* und viele Rhachiglossen, von denen Purpuriden und Muriciden als Verwüster der Austernparks berüchtigt sind. Die Erwerbungen bestehen in der Bohrdrüse, die bei *Natica* offen unter dem Kinn liegt, bei den Rhachiglossen, unter Wahrung der Abgabestelle, als secundäre Speicheldrüsen oder „Glandes annexes" weit ins Innere getreten sind. Der durch die tropfenweise ausgeschiedene Säure gelockerte Kalk wird

Fig. 135.



A Natica josephina, eine Muschel anbohrend. *de* Deckellappen. *hf* Hinterfuss. *mu* Muschel. *s* Sipho. *r* Rüssel, welcher zwischen den Wülsten *w* des Propodiums hervortritt. *B* Ein Bohrloch in der Entstehung. *ch* Centralhügel, der noch stehen bleibt, indem ringsherum die saure Wirkung der Bohrdrüse sich zunächst geltend macht. *C* Fertiges Bohrloch.
Nach Schiemenz.

durch die Radula weggeschabt, so dass ein kreisrundes abgedrechseltes Loch entsteht mit vorspringenden Rändern. Der Rüssel dringt dann ein und besorgt das Aussaugen (Fig. 135). Das Loch wird stets an Stellen angebracht, die Weichtheile unter sich haben, bei Muscheln nach den Wirbeln zu, bei Schnecken gegen die Mitte des Gewindes. Da bei dieser

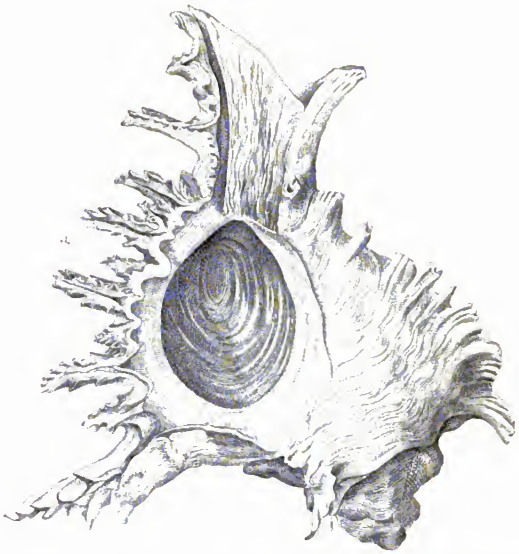
Digitized by Google

Form die Säure, die bisher unbekannt ist, nur in ganz geringen Qualitäten gebraucht wird, sind die Drüsen einfach tubulös ohne Reservoir.

Rhachiglossen ohne „Glandes annexes" haben diese Fähigkeit nicht und leben von Aas: *Buccinum*, *Nassa*, letztere eine wahre Strandpolizei ausübend.

Andererseits scheint die Bohrdrüse und die Malacophagie nicht ganz auf die genannten Formen beschränkt. Troschel zeichnet eine Unterlippe, die als Bohrdrüse zu gelten hat, auch bei *Sigaretus*, was nicht weiter auffällt, ausserdem aber bei *Myurella*, einer Terebride also. Und auch die Schnauzendrüse von *Conus* deutet wohl auf ähnlichen Gebrauch,

Fig. 136.



Murex fortispina. *a* Der glatte Specialzahn, der zum Oeffnen der Muscheln dient. Nach François.

von dem wir leider nichts Näheres wissen, wiewohl hier besondere Abweichungen vorliegen.

Sowohl die zahlreichen Muskelbänder, welche das Buccalrohr mit der Rüsselwand verbinden, werden zu dessen Erweiterung, also zu Saugbewegungen dienen können, wie auch die doppelte Muskelanschwellung an der Grenze zwischen Buccalrohr und Schlund geradezu an ein pumpendes Herz erinnert. Inwieweit die Zahnbänder ein Vorschieben der Zähne bis

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXVI.

Verdauungswerkzeuge von Taenioglossen.

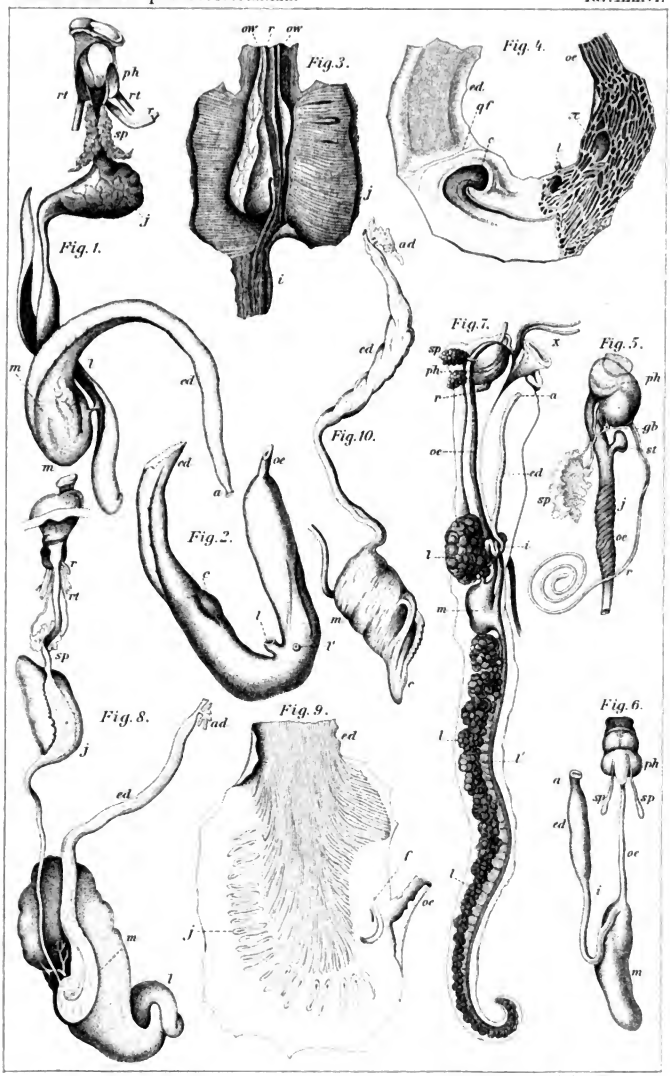
Digitized by Google

a After,
ad Analdrüse,
c Magenblindsack,
ed Enddarm,
gb Buccalganglion,
i Dünndarm,
j Drüsenkrause (Jabot),
l Leber bez. Lebergänge,
m Magen,
oe Oesophagus,
oic obere Leitwülste,
ph Pharynx,
r Radulascheide,
rt Pharynxretractor,
sp Speicheldrüse.

Fig.
1—4 *Cypraea testudinaria.*
1. Der ganze Tractus.
2. Der Magen.
3. Die Drüsenkrause geöffnet.
4. Der Magen geöffnet. π constanter Fleck in der Maschenstructur, *qf* Querfalte.
5. Tractus von *Littorina litterea* L.
6. Tractus von *Littorinida Gaudichaudii* Eyd. et Soul.
7. Tractus von *Vermetus triqueter* Phil. *x* Fusstentakel.
8. Tractus von *Natica lineata* Chemn.
9. Magen derselben, geöffnet.
10. Magen und Enddarm von *Sigaretus neritoides.*

Fig. 1—4, 8—10 nach Haller. Fig 5 nach Keferstein. Fig. 6 nach Souleyet. Fig. 7 nach de Lacaze-Duthiers.

Digitized by Google



Lith Anst Julius Klinkhardt in Leipzig

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXVII.

Verdauungswerkzeuge von Lamellariiden und longicommissuraten Neotaenioglossen. Leberzellen.

Digitized by Google

a After,	*m* Magen,
c Magenblindsack,	*oe* Oesophagus,
ed Enddarm,	*oo* obere Leitwülste,
gc Cerebralganglien,	*ph* Pharynx,
j Drüsenkrause (Jabot),	*sp* Speicheldrüse,
l Leber, bez. Lebermündung,	*t* Fühler.

Fig.

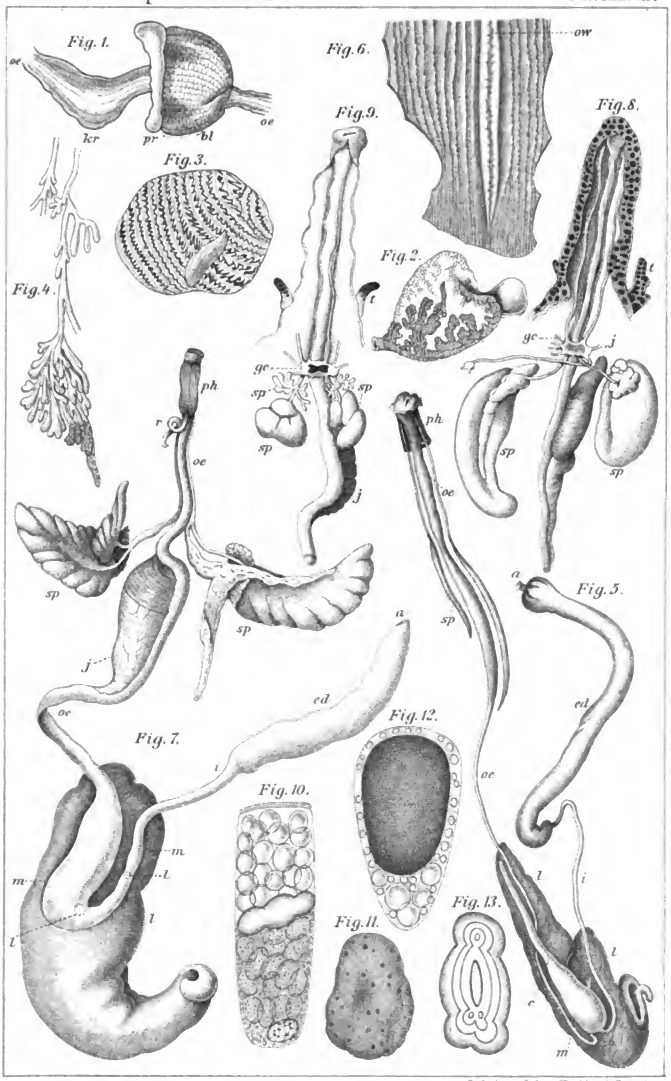
1. Vorderdarm von ***Chelyonotus Semperi***, mit drei aufeinander folgenden, verschieden struierten Erweiterungen. *kr* Kropf, *pr* Proventriculus, *bl* Blättermagen.
2. ***Lamellaria perspicua***. Blättermagen mit den ihn überziehenden Drüsen.
3. ***Chelyonotus Semperi*** Bgh. Blättermagen, der Länge nach geöffnet.
4. Stück von den diesen Blättermagen einhüllenden Drüsen.
5. Tractus von ***Strombus troglodytes***.
6. Der hintere Theil der Oesophaguserweiterung von oben geöffnet.
7. Tractus von ***Ranella***.
8. Rüssel mit Vorderdarm von ***Triton hirsutus***.
9. Rüssel mit Vorderdarm von ***Cassidaria echinonophora***.

10—13. Leberzellen, bez. Zellinhalt.

10. Körnerzelle von ***Haliotis***, unten mit hellbraunen Körnern, oben mit Eiweissklümpchen. Dazwischen ein Kalkkörper.
11. Dunkelbraunes Korn von ***Vermetus***, runzelig und mit etwas grösseren Granulis.
12. Fermentballen von ***Triton***, mit einem dunkelbraunen Klumpen, Eiweissklümpchen und Fettkügelchen.
13. Geschichteter Kalkkörper von ***Haliotis*** oder ***Dolium***.

Fig. 1—4 nach Bergh. Fig. 5—7 nach Haller. 8, 9 nach Panceri. 10—13 nach Frenzel.

Digitized by Google



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXVIII.

Verdauungswerkzeuge von Dolium und Rhachiglossen.

Digitized by Google

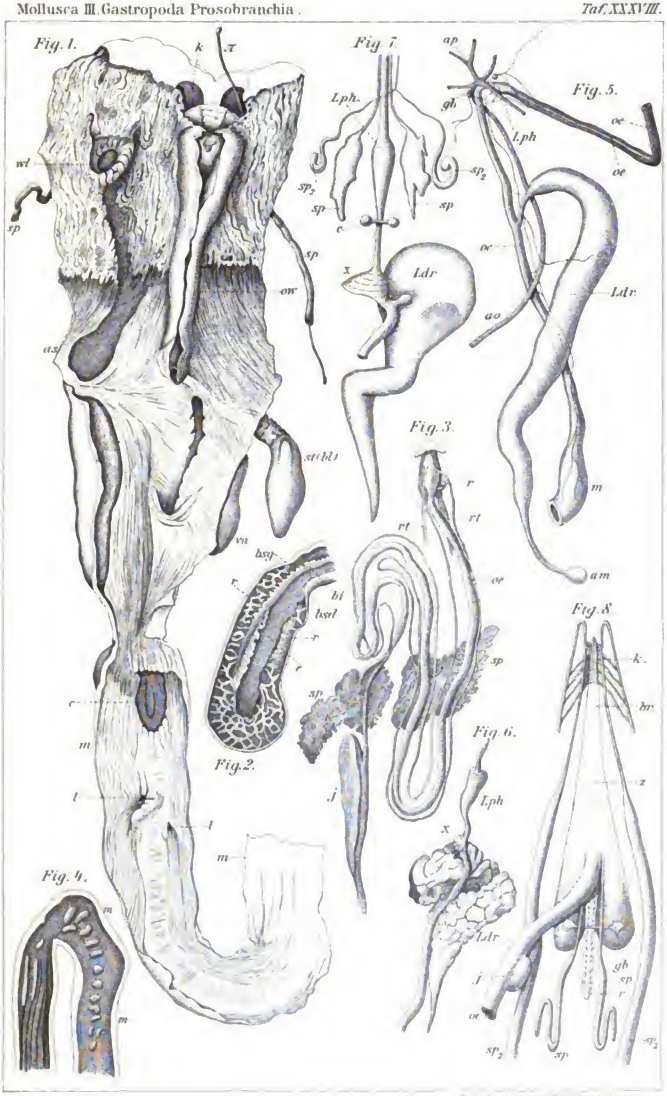
am Ampullenartiges Blindende der Leiblein-
schen Drüse,
ao Aorta,
ap Fussarterie,
br Buccalrohr,
c Magenblindsack,
gb Buccalganglien,
gc Cerebralganglien,
j Drüsenkrause,
k Kiefer,
l Leber, Lebergang,
L dr Leiblein'sche Drüse,
L ph Leiblein'sches Pharynx,
m Magen,
r Radulascheide,
rt Pharynxretractor,
sp typische Speicheldrüse,
sp_2 secundäre Speicheldrüse (Bohrdrüse),
st Schlundtaschen, bez. verschmolzener
Blindsack,
va Unpaare untere Oesophagusausstülpung,
auf die Drüsenkrause zurückgehend.
x Unpaare Drüse an der Ausmündung der
Leiblein'schen Drüse,
z Vorderende der Radula.

Fig.

1. Darm von *Dolium galea*, bis zum Magen; von oben geöffnet. π Sonde, durch den Speichelgang geführt, *wl* obere wulstförmige Aussackung des Schlundes. Vergl. hierzu Textfigur 112.
2. Längsschnitt durch den unteren vorderen Blindsack am Oesophagus von *Dolium*.
3. Rüsseldarm mit den Speicheldrüsen von *Fusus proboscideus*.
4. Schlundende und Magen von *Melongena*, geöffnet.
5. Vorderdarm von *Buccinum*.
6. Vorderdarmtheil von *Murex trunculus*.
7. Vorderdarmstück von *Jopas sertum*.
8. Vorderdarm von *Cancellaria cancellata*.

Fig. 1, 3, 6 nach Haller. Fig. 2, 7, 8 nach Amaudrut. Fig. 4 nach Vaustone Fig. 5 nach Bouvier.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XXXIX.

Verdauungswerkzeuge von Rhachiglossen und Toxoglossen.

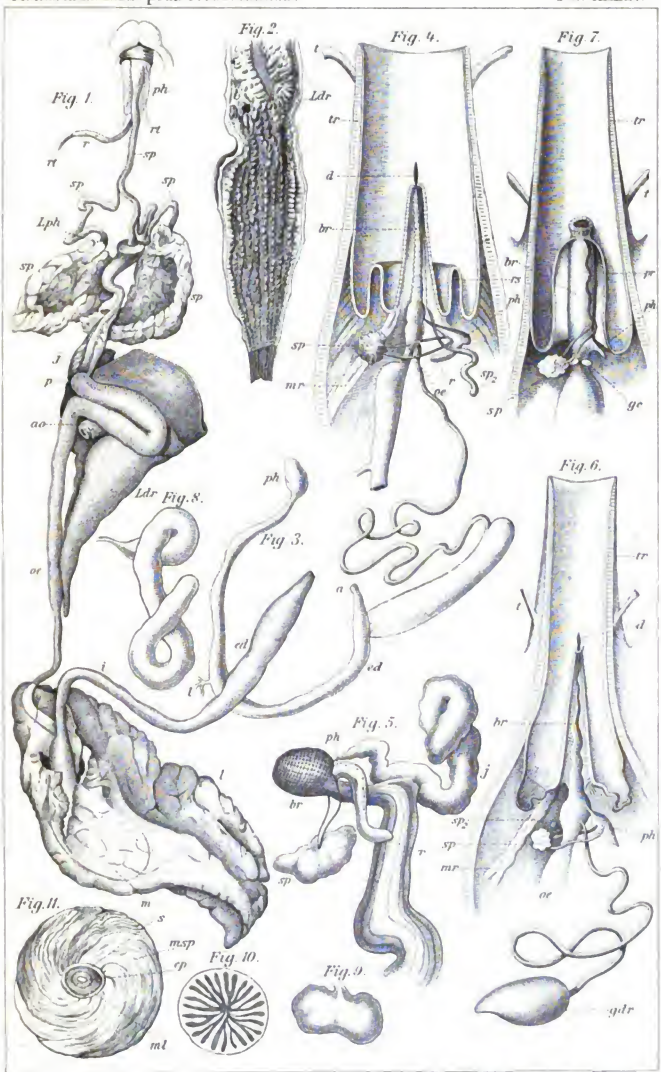
Digitized by Google

ao Aorta,
br Buccalrohr,
d Zahn,
ed Enddarm,
gc Cerebralganglien,
gdr sogen. Giftdrüse,
i Dünndarm,
j Drüsenkrause,
l Leber,
Ldr Leiblein'sche Drüse,
Lph Leiblein'scher Pharynx,
m Magen,
mr Rüsselretractoren,
oe Oesophagus,
ph Pharynx,
pr Rüssel,
r Radulascheide,
rt Pharynxretractoren,
sp typische Speicheldrüse, bez. Speichelgang,
sp_2 secundäre Speicheldrüse (Bohrdrüse?),
t Tentakel,
tr Trocart, feste Rüsselscheide.

Fig.
1. Darmcanal von *Concholepas peruviana*.
2. Der Vorderdarmtheil, in der die Leiblein'sche Drüse mündet, geöffnet.
3. Darmcanal von *Conus*, ohne die Drüsen.
4. Rüssel und Vorderdarm von *Conus vicarius*.
5. Vorderdarm von *Conus maculosus* Sars.
6. Rüssel und Vorderdarm einer *Terebra*species.
7. Rüssel und Vorderdarm einer anderen *Terebra*species.
8. Schnauzendrüse (secundäre Speicheldrüse?, Bohrdrüse?) von *Conus hebraeus*.
9. Schnauzendrüse von *Conus maculosus*.
10. Querschnitt durch die Schnauzendrüse von *Conus flavidus*.
11. Querschnitt durch die sogen. Giftdrüse von *Conus mediterraneus*. *ep* Drüsenepithel, *ml* Längsmuskulatur, *msp* spiralige Muskulatur, *s* trennender schniger Wulst.

Fig. 1, 2 nach Haller. Fig. 3, 5, 8—10 nach Bergh. Fig. 4, 6, 7 nach Amaudrut. Fig. 11 nach Panceri.

Digitized by Google



Digitized by Google

an die Spitze des Buccalrohrs gestatten, bleibt noch zu untersuchen. Bei Terebriden ohne Radula, aber mit trichterförmigem Mund (S. 129) wird man an reines Saugen zu denken haben.

Es ist wohl anzunehmen, dass alle tubulösen, d. h. musculösen Speicheldrüsen irgend ein Specificum, eine Säure oder ein anderes Gift liefern, das ausgespritzt werden kann und auf die Beute einwirkt, so bei den Heteropoden, bei *Cancellaria, Scularia* und *Janthina*. Bei der letzteren muss angenommen werden, dass auch die secundären Speicheldrüsen, die glandes annexes, ihre Bedeutung als Bohrdrüse aufgegeben haben und dass ihr Secret zur Bewältigung benutzt wird, so gut wie die Schwefelsäure von *Dolium*. Auch für die Coniden liegt die Vermuthung nahe, dass ihr specifisches Gift nicht nur von der sogenannten Giftdrüse geliefert wird, sondern auch von den Speicheldrüsen, die viel mehr im Stande sein dürften, ihr Secret in die rinnenförmigen Zähne zu ergiessen, als die in einem gewissen Abstand mündende sogenannte Giftdrüse. Bei *Scularia* tritt das Gift wohl durch die Mundspiesse aus (s. o.).

Unter den Malacophagen hat sichs nach François' Beobachtung (Fig. 136) eine *Murex*, die *M. fortispina* von *Numea*, bequemer gemacht. Das Peristom der Schale besitzt einen besonders vorspringenden und polirten Zahn. Die Schnecke presst ihr Opfer, eine Arca, durch Retraction des Fusses zwischen das Operculum und das Peristom ein, so dass der Zahn gerade auf die zusammenstossenden Schalenränder passt und, wenn die Schliessmuskeln der gequetschten Muschel nachlassen, zwischen sie. So hält dann der Zahn die Muschel offen, und der Rüssel dringt ein, ohne dass ein Bohrloch nöthig wäre.*)

Es fragt sich noch, ob die verschiedenen Rüsselbildungen mehr zum Ausfressen von Beutethieren oder zum Durchspüren des Bodens da sind, sei es nach Foraminiferen, sei es nach Muscheln.

Alle Vorderkiemer, die pelagisch geworden sind, sind energische Räuber: Heteropoden, *Janthina*.

Die Landformen, vor allem die Cyclostomaceen, sind nicht eigentlich herbivor, *Cyclostoma* lebt von modernden Pflanzen; die kleine *Acme* frisst entweder Pilzmycel oder Nacktschneckeneier.

Wirklich herbivore, phytophage giebt es möglicherweise unter denen des Süsswassers; doch ist auch da, soviel ich weiss, eigentliches Abweiden der Blätter von keinem Vorderkiemer bekannt geworden; faulende Stoffe werden bevorzugt.

Ueber die eigentlichen Verdauungsvorgänge sind wir gar nicht unterrichtet. Sicher ist nur, dass Nahrung in die Leber eindringen kann, unmittelbar oder in schon gelöstem Zustande, und dass hier Resorption statt hat. Ganz unentschieden aber bleibt es, inwieweit die übrigen Theile der Drüsenkrause, soweit sie erhalten sind, als Drüsen dienen oder zur

*) Es wäre interessant zu erfahren, ob sich die „Glandes annexes" bei *Murex fortispina* rückgebildet haben.

Digitized by Google

Resorption. Dass sie zu beiden Diensten geeignet sein können, geht aus dem Neomeniendarm hervor.

Der Werth des langen Dünndarms kann nur in Resorption pflanzlicher Nahrungsstoffe gesucht werden, wenn auch ein diastatisches Ferment noch nicht bekannt wurde.

Wie die Aufspeicherung von Nahrung zu stande kommt, bleibt unsicher; ein Krystallstiel ist für manche Formen, die von Mikroorganismen leben, gewiss, sonst kommt wohl Glykogen in Betracht.

Kalk scheint nothwendig als Nahrungsbestandtheil. Das Sulfatgerinnsel von *Dolium* etc. scheint wieder ausgenutzt und gelöst zu werden. Es lohnt sich wohl der Hinweis, dass die Specialisten, deren Nahrung am kalkärmsten ist, auch die dünnsten Schalen haben und fast Nacktschneken werden: Die Lamellarien.

Nachträge.

Durch mancherlei neueste Arbeiten haben sich Ergänzungen zu der Kenntniss vom Tractus eingestellt, die ich hiermit einfüge.

Das Subradularorgan der Docoglossen.

Willcox*) fand bei *Acmaea* ein Subradularorgan, so dass Haller's viel bestrittene Behauptung doch Bestätigung findet. Unter der Zungenspitze liegt ein Polster, das durch eine Querfurche in einen vorderen und hinteren Abschnitt getheilt ist, beide mit hohem Epithel. In dem hinteren Abschnitt finden sich dazwischen Sinneszellen. Die Innervirung wurde noch nicht genügend untersucht, doch festgestellt, dass keine besonderen Subradularganglien entwickelt sind. Wie es scheint, kann der Odontophor so vorgestreckt und die Radula dabei so zurückgehalten werden, dass das Subradularorgan die Zungenspitze bildet.

Die Radula von *Harpa*.

Bergh**) ist es gelungen, sich vier Species von *Harpa* zur Section zu verschaffen und damit eine Lücke in der Kenntniss der noch so wenig bekannten Rhachiglossen auszufüllen. Allerdings war die Erhaltung nicht derart, dass die anatomischen Angaben alle mit positiver Sicherheit gemacht werden konnten. Von allgemeinem Interesse ist besonders der Nachweis, dass überall eine wohl entwickelte Radula vorhanden ist, gegenüber der gewöhnlichen Angabe, wonach sie in Rückbildung begriffen sein soll. Sie enthält durchschnittlich 100 Querreihen, je aus drei Zähnen bestehend, wobei die Seitenzähne blasser sind als der Rhachiszahn. Die Messungen, wonach bei *Harpa minor* Mort. die

*) M. A. Willcox, Some disputed points in the Anatomy of the Limpets. Zool. Anz. 24. 1901. p. 654—655.

**) R. Bergh, Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Harpa*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. 14. 1901. p. 609—629. 1. T.

Digitized by Google

Breite des Rhachiszahnes bei gleich grossen Thieren um 15 Procent schwankt, sind für künftige Untersuchungen beachtenswerth.

Ueber die Säure in den Speicheldrüsen von *Triton* und *Dolium*.

Schoenlein*) hat die Säuren in den Speicheldrüsen genauer untersucht, wenn er auch zu keinem sicher abschliessenden Ergebniss gekommen ist.

Die Säure ist wahrscheinlich nicht, wie Panceri annahm, überall Schwefelsäure, und Gasentwickelung in den betreffenden Speicheldrüsen beruht wahrscheinlich nicht auf der Zersetzung von kohlensaurem Kalk. Die Untersuchung am lebenden Thiere wird sehr erschwert durch den allgemeinen Tonus, der bei *Triton* beträchtlich höher ist als bei *Dolium*, und den Schoenlein bisher nur unvollkommen durch Pelletierin und Wärme überwinden konnte; circa 30° wirkten am besten. Es gelang dann wenigstens, unversehrte Drüsen herauszunehmen.

Der Gebrauch der Säure von Seiten der Schnecke ist bei *Triton* viel sparsamer als bei *Dolium*. Letzteres sieht man entweder das saure Secret bis $^1/_2$ m und weiter fortspritzen oder auch in Menge auf einen Gegenstand appliciren, dem der Rüssel sich anlegt. Auch *Cassis* spritzt eifrig. *Triton* dagegen ist viel sparsamer und giebt das Gift nur tropfenweise heraus.

Die Gasentwickelung in der Drüse findet nur im Leben und nur während der Secretion statt; sie beruht vermuthlich auf der Zersetzung einer organischen Substanz.

Der grosse weisse Drüsenabschnitt reagirt sauer, der gelbe alkalisch. Die erstere ergiebt auf Reiz ein klares Secret, unter gleichzeitiger Gasentwickelung, die bei *Dolium* stärker ist als bei *Triton nodiferum*. Hierin bildet sich, wie in der Drüse selbst, bald ein fester, weisser, krystallinischer Niederschlag, welcher die Säure selbst ist. In der Lösung findet sich ein Pepton. Wahrscheinlich sind Asparaginsäure, Kohlensäure und das Pepton die Spaltungsproducte eines complicirten Eiweisskörpers. Bei anderen Tritonarten scheint sichs um andere organische Säuren zu handeln, da die Krystallformen der Niederschläge verschieden sind. Vielleicht kommen auch organische Säuren, mit Schwefelsäure gepaart, in Betracht. *Cassidaria echinophora* liefert, wie *Dolium*, nur Schwefelsäure.

Bei *Dolium* macht die Drüsensubstanz höchstens $^1/_{10}$ des ganzen Drüsengewichtes aus; es kommt also der grösste Theil auf das Secret, und die Drüse ist zugleich Behälter. Bei *Triton* beträgt das Secret 35—48 Proc. des Gewichtes der ganzen Drüse.

Leberzellen.

In der Leber von *Cyclostoma* geben Garnault, Barfurth und Cuénot ausser den gewöhnlichen Zellen noch solche mit grossen Con-

*) C. Schoenlein, Ueber Säuresecretion. Zeitschr. f. Biologie. XXXVI. 1898.

Digitized by Google

cretionen an, die jedenfalls zur Ausscheidung dienen, entsprechend eigenartigen Excretionsverhältnissen dieser Schnecke (s. u.).

Analdrüse.

Pelseneer*) hat auf die Analdrüsen von Rhipidoglossen geachtet. Er hat keine gefunden bei *Scissurella*, deren Darmcanal im Uebrigen dem von *Trochus* gleicht, wohl aber, wie Haller (s. o. S. 535), bei den Fissurelliden *Emarginula* und *Fissurella*. Es ist ein einfacher Schlauch, der unmittelbar dorsal am After mündet. Er liegt in der Musculatur des Rectums rechts unten. Sein Ende reicht bis hinter die Herzkammer, die er mit dem Rectum durchbohrt. Tobler (s. u.) fand die gleiche Drüse bei *Parmophorus*, dessen Zungenknorpel übrigens stärker verschmolzen und concentrirt sind, als bei *Fissurella*.

Ich will andeuten, dass möglicherweise *Dolium* eine Analdrüse hat, nach den unklaren Angaben, die Schiemenz (183, S. 437) von einer sogenannten Afterniere dieser Schnecke gemacht hat. Ich komme unten darauf zurück (s. Niere).

Krystallstiel.

Pelseneer (l. c.) giebt an, dass *Emarginula* einen Krystallstiel hat, in einem wimpernden Magenblindsack auf der linken Seite, nach vorn und oben gerichtet.

Nahrung.

Nach Tobler hat *Parmophorus* den Darm voll Kieselnadeln von Schwämmen, ähnlich wie *Neritina*.

VII. Der Urogenitalapparat.

Die Thatsache, dass bei vielen Prosobranchien die Zeugungsstoffe durch ein Nephridium nach aussen geführt werden, macht die Trennung zwischen Geschlechtsapparat und Niere unthunlich. Die Niere aber hängt durch den Renopericardialgang mit dem Pericard zusammen, und diese Beziehung wird häufig dadurch noch enger, dass auch der Herzbeutel secretorisch thätig sein kann in den Pericardialdrüsen. Somit werden auch die Kreislauforgane, zumal in ihrem centralen Theil, mit Gonade und Niere in enge gegenseitige Abhängigkeit gebracht. Und da wir hier allein unter den Gastropoden anfangs noch eine proximale Verbindung zwischen Gonade und Pericard antreffen, wie sie, in allerdings anderer Weise, für die Aplacophoren charakteristisch ist, so wird nicht nur die Kette noch enger geschlossen, sondern zugleich die Frage nach dem Cölom hereingezogen. Leider herrscht gerade über die alterthüm-

*) P. Pelseneer, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les mollusques archaïques. Trait. cour. acad. Bruxelles. LVII. 1899.

Digitized by Google

lichsten Formen und die aus ihnen abzuleitenden Homologieen trotz vieler Arbeit noch keine allgemeine Uebereinstimmung. Man kann vielleicht mit leichterem Herzen über diese Lücken hinweggehen, als inzwischen aufgetauchte Anschauungen auf dem Gebiete der vergleichenden Erdkunde (s. u.) es in hohem Grade unwahrscheinlich machen, dass der gemeinsame Stammbaum der bisher mit Recht für die primitivsten Gastropoden gehaltenen Formen sich einheitlich im Meere entwickelt habe. Vielmehr erscheinen sie jetzt als untergetauchte und in mancherlei Hinsicht umgewandelte Reste einer einst auf dem Lande blühenden Thiergruppe, daher es unmöglich wird, sie unmittelbar voneinander abzuleiten. Somit verliert auch der Streit über einzelne Abweichungen und ihre gegenseitigen Beziehungen an Interesse, da es sich nicht mehr um streng phylogenetische Discussion handelt.

Die gemeinsame Behandlung der Absonderungs- und Kreislauforgane gestattet zugleich einige Dinge mit hereinzuziehen, die morphologisch nichts mit den vorliegenden Systemen zu thun haben, aber vermuthlich mit ihnen in einem engen physiologischen Zusammenhange stehen, wie namentlich die Concrementendrüse von *Cyclostoma*. Mag diesen Organen hier unter einem allgemeineren Gesichtspuncte ein Platz gegönnt sein!

Wer der geschichtlichen Entwickelung gerecht werden wollte, müsste fast alle Autoren, die über die Anatomie der Vorderkiemer geschrieben haben, heranziehen, mindestens von Cuvier an, dem dann später Milne Edwards, Leydig, Claparède, Lacaze-Duthiers, Ihering folgen. Indess bei der Schwierigkeit gerade der hier einschlägigen Untersuchungen konnte erst die neuere Zeit genauere Aufschlüsse bringen. Am zielbewusstesten haben in guter Arbeitstheilung die Franzosen gewirkt, vor allem Rémy Perrier, Bernard, dann Wegmann, Boutan, Garnault, weiter Haller, Pelseneer u. v. a.

Wasseraufnahme.

Wie schon oben bei Gelegenheit des Wassergefässsystems ausgeführt wurde, ist eine Wasseraufnahme ins Blut ganz unwahrscheinlich geworden. Damit scheidet auch die noch von Leydig und Keferstein vertretene Ansicht, wonach die Niere der Ort für diese Function sei, aus.

Cölom.

Ebenso muss die namentlich von Haller verfochtene Behauptung, die älteren Vorderkiemer besässen eine über das Pericard und die Gonadenhöhle hinausreichende secundäre Leibeshöhle, zurückgewiesen werden. Seitdem z. B. der jüngere Bergh gezeigt hat, dass in ihrer Entwickelung abgelenkte Muskelfasern in den Wänden der feineren Arterien bei den Pulmonaten ein ächtes Plattenepithel vortäuschen können, haben solche Zellverbände, wie sie in der primären Leibeshöhle gelegentlich auftauchen, durchaus nicht mehr den Anspruch, für Epithelien genommen

Digitized by Google

zu werden. Zudem ist von verschiedenen Seiten gezeigt worden, dass Haller Nierentheile für ein Cölom genommen hat. — —

Um wenigstens eine Gliederung des zusammengehörigen Stoffes vorzunehmen, scheide ich zunächst noch die Zeugungsorgane aus.

Niere und Kreislaufwerkzeuge.

Da das Pericard zu den Absonderungsorganen gehört, lässt sichs nicht wohl von der Niere trennen.

a. Nephridien (XL, LXI).

1. Docoglossen.

Die Unsicherheit in Bezug auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Glieder dieser Gruppe untereinander tritt vielleicht nirgends schärfer hervor, als bei einem Vergleiche der Angaben, welche die verschiedenen Autoren von Zahl, Bau und Bedeutung der Nieren, von den Renopericardialgängen, von deren Verhältniss zur Gonade machen, wobei ich von der Verwechslung der einen Niere mit der secundären Leibeshöhle durch Haller noch ganz absehe. Da bei den Patellen die Autoren sich noch am meisten geeinigt haben, beginne ich mit ihnen, bemerke aber, dass bez. der Monobranchien, im Besonderen *Acmaea*, die letzten Schriftsteller, Pelseneer und Willcox, gleichzeitig abweichende Angaben gemacht haben, und dass sie nach Pelseneer einfach mit den Cyclobranchien übereinstimmen (s. u.).

Die Entdeckung doppelter Nieren stammt von Ray Lankester (1426). Er zeigte die Ungleichheit, die Ausmündung und die Nierentrichter. Die Unsicherheit, die seinen, z. Th. mit Bourne unternommenen Untersuchungen noch blieb, veranlasste ihn, Cunningham zur Neubearbeitung 'anzuregen (1380). Dann haben R. Perrier und Wegmann (1498) ähnliche Ergebnisse erhalten, letzterer in ausführlicher Schilderung. Haller weicht nachher in der Deutung ab (1411). Zuletzt hat Pelseneer gleichzeitig vier Genera untersucht*), und es ist die Beschreibung 1901 in die Neubearbeitung der Mollusken in Lang's Vergleichende Anatomie durch Hescheler übergegangen.

Pelseneer's Untersuchung erstreckt sich auf *Patella*, *Helcion*, *Lepeta* und *Acmaea*. Beide Nieren liegen rechts vom Pericard, die linke stösst unmittelbar daran mit ihrem linken Rande, sie ist von dreieckiger Gestalt. Von der rechten wird sie durch das Rectum getrennt. Die viel grössere rechte Niere schmiegt sich der Körperwand, bez. der Leibeshöhlenwand an und reicht von rechts nach hinten und links wieder ziemlich bis nach vorn, so zwar, dass sie, durch die Eingeweide zu einem flachen Sack eingedrückt, mit dem oberen Lappen sie bedeckt, mit dem

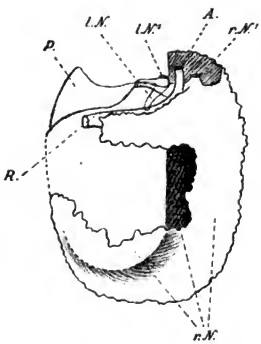
*) P. Pelseneer, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les mollusques archaïques. Trait. cour. Ac. R. Belg. LVII. 1898.

Digitized by Google

unteren unter ihnen auf dem Boden der primären Leibeshöhle liegt. Die Mündungen liegen auf der Spitze zweier Papillen zu beiden Seiten des Afters. Für gewöhnlich schliesst die rechte Niere links vorn als Blindsack ab, bei alten Patellen dagegen verbindet sie sich hier mit der rechten Seite nach Wegmann (1498). Nach Pelseneer berührt sich die rechte Niere nicht mit der linken, wie es Perrier angiebt (1462). Beide Nephridien fungiren gleichmässig; vierundzwanzig Stunden nach Indigo-Injection werden beide blau, beide secerniren Harnsäure, beide haben dieselbe Structur; die linke ist oft weniger pigmentirt nach Pelseneer (l. c.). Was Haller (1411) als Cölom beschrieb, gehört der rechten Niere an (s. u.).

Ueber die Renopericardialgänge waren die Ansichten ebenso getheilt. Cunningham (1380) und Gibson (1400) gaben für jede Niere einen an. Haller (1411), R. Perrier (1462), Thiele (197) fanden bloss den für die rechte, v. Erlanger (1385) gar keinen. Endlich haben Goodrich*) und Pelseneer gleichzeitig beide aufgefunden. Die Unsicherheit beruht in der Schwierigkeit der Präparation. Die Gänge sind lang und versteckt und haben dadurch die Verwechselungen veranlasst. Das wahre Verhalten ist dieses:

Fig. 137.



Nephridien von *Patella*.
A After. *lN* linkes Nephridium. *lN*¹ linkes Nephrostom. *P* Pericard. *rN* rechtes Nephridium. *rN*¹ rechtes Nephrostom.
Frei nach Ray Lankester.

Die Gänge entstehen in Folge einer Pericardverlagerung nicht an den Puncten der Nephridien, die dem Herzbeutel unmittelbar benachbart sind, sondern vielmehr gegen deren Vorderende, da wo es noch durch den Grund der Mantelhöhle von ihm getrennt ist. Sie beginnen auf dem Boden der Niere, in der rechten an deren linkem Rande unter dem Rectum, in der linken unter der Mitte der Kammer. Sie laufen von da nach hinten und etwas nach links, der rechte unter dem Enddarm, und erreichen das Pericard an seiner rechten Seite. Die eigentlichen wimpernden Nierentrichter oder Nierenspritzen sind nur ganz kurz. Die Gänge selbst stellen in der Hauptsache in die Länge gezogene Ausbuchtungen des Pericards dar und haben mit ihm dieselbe Epithelauskleidung, die kurzen Trichter springen papillenförmig in die Höhle der Niere vor.

*) Goodrich, On the Reno-pericardial canals in *Patella*. Quart. journ. micr. sc. XLI, p. 323.

Digitized by Google

Hier füge ich ein, dass Haller bei Cyclobranchien die Verhältnisse anders darstellt (1411). Danach hat *Lottia* eine kurze linke Niere ohne Pericardialgang, und eine etwas längere rechte, die aber auch nicht viel weiter reichen soll. In sie mündet von rechts vorn und oben her mit persistirender Oeffnung die unmittelbar daran liegende Gonade. Von dem Nierensack gehen zwei Gänge, einer nach links hinüber, der Renopericardialgang, und einer, der ähnlich wie dieser Trichtergang erweitert ist und sich in der rechten Nierenpapille in der Mantelhöhle nach aussen öffnet. Diesen Abschnitt bezeichnet Haller als Urogenitalsack. Hiernach wäre die rechte Niere in zwei Abschnitte zerfallen, eine Art Urêter, der zugleich die Geschlechtsproducte nach aussen befördert, und die Urinkammer, welche neben der Nierenspritze die Gonadenmündung enthält, so dass man wohl, im Vergleich mit tiefstehenden Muscheln (*Leda*) von einem allerdings ganz verkürzten Gonopericardialgang reden könnte. Dazu würde noch als dritter Abschnitt jener hufeisenförmige, dem Schalenmuskel rings anliegende Theil kommen, den Haller als Cölom oder secundäre Leibeshöhle beschrieben hat, wahrscheinlich, weil ihm die Communication mit der Urinkammer entging. Sonach wäre bei diesen Monobranchien (*Lottia*, *Scutellina*) vermuthlich die rechte Niere durch Einschnürungen etwas stärker gegliedert als bei den Cyclobranchien.

Während Pelseneer's Untersuchungen *Acmaea virginea* zu Grunde lag, ist Willcox gleichzeitig an der neuseeländischen *Acmaea fragilis* zu anderen Ergebnissen gekommen. Hier ist nur eine Niere vorhanden, und zwar die linke, die aber im Ganzen die Ausdehnung und den Verlauf, der bei den beschriebenen Formen der rechten zukommt, angenommen hat, so dass der grössere Hohlraum des Hufeisens jetzt auf der rechten Seite liegt. „Rechts findet es sich als ein bedeutender, zwischen Eingeweidesack und Muskeln liegender Hohlraum, welcher sich von der dorsalen Körperwand bis zur ventralen Mittellinie erstreckt, wo er an die die primäre Leibeshöhle und die Fussvene begrenzende Scheidewand anstösst (wobei ich einschalte, dass Haller dieses mediane ventrale Septum als Cölomband beschreibt); links bildet das Nephridium nur einen dorsalen Canal. Der rechte Abschnitt beginnt ventralwärts dicht hinter der Pedalcommissur, in der Dorsalgegend reicht er ebensoweit nach vorn, wie die rechte Spitze des Pericardiums, und liegt diesem dicht an, ohne jedoch mit ihm zu communiciren; der linke Abschnitt fängt über dem hintersten Theil des Pericardiums an und steht durch einen, die dorsale Pericardialwand durchbohrenden Porus mit demselben im Zusammenhang." Der Renopericardialgang ist also hier durch einen einfachen Porus, bez. kurzen Trichter ersetzt. Am medialen Rande der linken Seite ragt die Zwitterdrüse mit einer kurzen Papille in die Niere herein, und es ist anzunehmen, dass hier die Zeugungsstoffe durch Dehiscenz in die Niere gelangen, ungefähr an derselben Stelle links, wie bei *Lottia* rechts. Nur hätten sie einen ausserordentlich langen Weg zu beschreiben, bis zur

Digitized by Google

Entleerung durch die schwellbare Nierenpapille, die, rechts von der Analpapille gelegen, an der Basis mit dieser verschmilzt und möglicherweise als Penis dient.

An dieser Darstellung scheint mir die Deutung nicht ganz sicher. Nach der äusseren Mündung würden wir die Niere für eine rechte zu halten haben, ebenso nach der Form. Der durchaus andere Nierentrichter dagegen, von dem offenbar Willcox sich bestimmen lässt, sie für die linke zu erklären, könnte ebensogut mit dem Schwunde der zweiten Niere, wie auch mit einer wesentlichen Verlagerung des Pericards (s. o.) zusammenhängen. Freilich müsste auch die Verschiebung des Situs die Gonade mehr nach links geschoben haben. Denn die übrige Anatomie (Darm, Radulascheide, After) deutet keinesfalls auf ein linksgewundenes Thier. Wie dem auch sei, mir scheint die Vereinigung der östlichen und der westlichen *Acmaea* in einer Gattung nur auf äusserlicher Convergenz zu beruhen.

Histologisches.

Wie schon nach Pelseneer erwähnt, sind bei den Docoglossen beide Nieren in gleicher Weise excretorisch; das einschichtige Epithel liess Haller bei *Lottia* keine Abscheidungen in den cubischen Zellen erkennen. Der Kern liegt basal. Das Epithel des Trichterganges besteht aus schmalen Cylinderzellen, die am Trichter die dreifache Höhe erreichen. Im Gegensatz zum Nierenepithel flimmert das des Renopericardialganges. Der Urogenitalsack ist nur mit Plattenepithel ausgekleidet.

Wesentlich anders lauten Perrier's Angaben für *Patella*. Wie schon Cunningham zeigte, ist die histologische Analyse nicht leicht. Doch traf Perrier gelegentlich ein Individuum ohne grobe Excretionen. Hier sind die Zellen voluminös, bald cubisch, bald verlängert, und tragen an der Oberfläche lange Cilien. Im allgemeinen fehlen die Vacuolen, die Concretionen erscheinen als braungrüne Körnchen, entweder massenhaft, oder zu einem einzigen verschmolzen, in der distalen Hälfte. Hie und da schwellen allerdings die Zellen an; ihr distales Protoplasma klärt sich, die Concretionen werden weniger zahlreich, und es scheint ein Anfang zur Vacuolenbildung gegeben. Nach dem Ausführungsgang zu ändern sich die Zellen etwas; das Protoplasma wird dichter, die Cilien werden länger. Schliesslich kommt am Porus ein derber Muskelsphincter dazu.

Willcox' Angaben für *Acmaea* sind bei der mässigen Erhaltung wenig bestimmt, ebenso sind die von früheren Autoren wohl durch Perrier überflüssig geworden.

Blutversorgung.

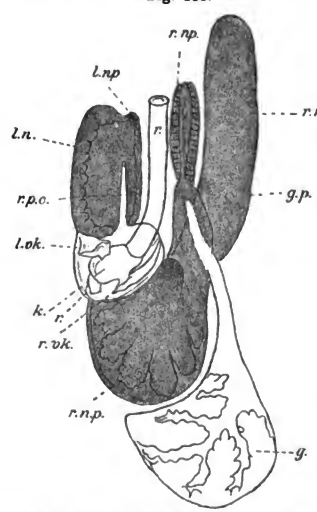
Die rechte Hauptniere erhält ihr Blut aus dem Eingeweidesinus, von dem aus ein grobes Lacunensystem das Organ durchsetzt, völlig ohne

Digitized by Google

eigene Wände, nur hie und da von einigen Bindegewebs- und Muskelzügen durchsponnen. Das abströmende Blut tritt weiter in den respiratorischen Kreislauf ein, theils in die Kranzkieme des Mantelrandes, theils in die Nackenkieme der Acmaeen, theils in das Netz des Manteldachs.

Die linke Niere der Patellen lässt sich dagegen nach Wegmann unmittelbar vom Vorhof aus injiciren, mit dem das Lacunensystem in ihrer Wand in unmittelbarer Verbindung steht. Ihre Blutzufuhr geschieht jedenfalls aus den Sinus und Lacunen der Umgebung, die Abfuhr aber direct ins Herz, eine Thatsache, die weitere Bedeutung erhält (s. u.). Die Nierenwand erscheint nach dem Pericard zu am dicksten, eben weil hier eine Anheftung durch lacunäres Bindegewebe mit wenig Muskelfasern statt hat.

Fig. 138.



Urogenitalapparat von *Pleurotomaria Beyrichi*. *g* Gonade. *g.p* Oeffnung des Gonadenganges in das rechte Nephridium. *k* Herzkammer. *l.n* Linke Niere. *l.np* Linkes Nephrostom. *l.vk* Linke Vorkammer. *r* Rectum. *r.n.a* Vorderlappen des rechten Nephridiums. *r.np* Rechtes Nephrostom. *r.n.p* Hinterlappen des rechten Nephridiums. *r.p.c* Renopericardialgang. *r.vk* Rechte Vorkammer.

Nach M. Woodward.

2. Hystrichoglossen und Rhipidoglossen.

Für *Pleurotomaria* verdanken wir M. Woodward (l. c.) eine gute Darstellung. Beide Nephridien sind von sehr verschiedener Gestalt, Structur und Function. Das linke oder der Papillensack, im hinteren oberen Winkel der Mantelhöhle, ist oval und öffnet sich neben dem Rectum durch eine weite, schlitzförmige Oeffnung nach aussen. Im Innern hat die linke Niere einen grossen Hohlraum, rings derbe Papillen, aussen eine gefaltete Oberfläche. Sie allein ist durch einen Renopericardialgang mit dem Pericard verbunden; er zieht am Boden hin und öffnet sich vorn durch einen wimpernden Schlitz. Die rechte Niere, ohne Verbindung mit dem Herzbeutel, öffnet sich durch einen drüsigen Gang (*r.np*), der sich etwas unter das Rectum schiebt, nach aussen. Der Gang führt in eine geräumige Nierenkammer, deren erweiterter Haupttheil sich an das Pericard anlegt. Ein Vorderlappen aber zieht unter dem Boden der Mantelhöhle weit nach vorn (*r.n.a*). Der Haupttheil hat strahlige Faltenvorsprünge. Die Wände werden von Venenblut durchströmt, das vom Fuss und vom Vorderkörper nach der Kieme fliesst. Die linke

Digitized by Google

Niere oder der Papillensack hat ebenso reich vascularisirte Wände, deren Bluträume direct mit dem betreffenden Vorhof zusammenzuhängen scheinen. Die rechte Niere ist das eigentliche Excretionsorgan mit typischem Nierenepithel. Die linke ist mit conischen Zellen ausgekleidet, die gelbe Körnchen enthalten. Gleiche Körnchen finden sich in den Lymphzellen der Bluträume. Diese Zellen scheinen als Phagocyten sich an anderen Stellen mit den Körnchen zu beladen und sie hier wiederum abzugeben.

Von *Scissurella* giebt Pelseneer (l. c.) nur an, dass die Nieren asymmetrisch sind. Die linke an der Decke der Athemhöhle, die rechte in ihrem vorderen Theil reducirt, zum Theil unter dem Rectum.

Die Verhältnisse von *Pleurotomaria*, als deren nächste Verwandte *Scissurella* gilt, können als typisch gelten, abgesehen von den Renopericardialgängen. Leider ist es nicht möglich, von den übrigen Formen ebenso klare Umrissbilder zu geben. v. Jhering, der als erster die ungleiche Grösse beider Nephridien richtig erkannte, übersah doch die genaueren Contouren des rechten Organs (131). Haller gelang es zwar, die Umrisse möglichst frei zu legen, aber er machte Fehler in der Deutung der Verbindungen; er liess vor allen Dingen die rechte Niere mit der linken communiciren, so dass diese als eine Appendix, als Papillensack, an jener erscheint. Daraus ist eine lange Controverse entstanden, bis endlich Haller durch Pelseneer sich überzeugen liess, dass bei den Trochiden in der That beide Nieren völlig getrennt sind. Man wird anzunehmen haben, dass das gleiche Verhalten auch für Fissurelliden und Haliotiden Geltung hat. Pelseneer beschränkt sich leider auf die Wiedergabe von Querschnitten, die keine genügende Anschauung vom Ganzen geben können. Boutan übersah bei *Fissurella* die linke Niere, v. Erlanger fand nirgends die Renopericardialgänge. Perrier giebt meist unvollständige Habitusbilder oder Querschnitte. Kurz, wir sehen uns vergeblich nach vollkommenen Darstellungen um. Die Autoren sind meist bestrebt, in Einzelheiten den Vorgänger zu verbessern oder zu vervollständigen.

Der wesentliche Unterschied liegt in der Verbindung der Nieren mit dem Pericard. Alle übrigen Rhipidoglossen, ausser *Pleurotomaria* einerseits und den Neritiden andererseits, haben das linke Nephridium stärker verkleinert und in Rück- oder Umbildung. Der Renopericardialgang ist durchweg bei dem grösseren, functionsfähigen, rechten Nephridium vorhanden, ausserdem aber auch bei dem linken in der Gruppe der Trochiden.

Fissurelliden.

Untersuchungen liegen von verschiedensten Seiten vor, an *Fissurella* von v. Jhering (131), von Boutan (1353), von Haller an *Cemoria* und an verschiedenen Arten von *Fissurella*, von Perrier an *Fissurella* (1462), von v. Erlanger an *Fissurella*, *Emarginula* und *Puncturella* (1385), von Pelseneer an *Emarginula*, *Cemoria* s. *Puncturella*, *Fissurella* und

Digitized by Google

Scutum (s. o.), von Tobler endlich an *Parmophorus*, dessen Abgrenzung gegen *Scutum* zweifelhaft bleibt (s. o.).

Von besonderer Wichtigkeit ist die Thatsache, dass Pelseneer die Verhältnisse bei den verschiedenen Gattungen übereinstimmend fand, und dass er von *Cemoria* die gleiche Species (*Cemoria noachina*) untersuchte wie Haller. Dadurch werden dessen Angaben, die auch Hescheler noch mit aufgenommen hat, hinfällig. Nach Haller würde *Cemoria* in Bezug auf Herz und Niere eine besonders primitive Stellung einnehmen, insofern als die beiden Organe rechts und links einander gleichen sollten in symmetrischer Ausbildung, beide mit Renopericardialgängen; ebenso fallen die Angaben über das Cölom in sich zusammen, da es einen Theil der rechten Niere bildet.

Wir können jetzt für alle Formen der jüngsten Schilderung von Tobler folgen.

Die linke Niere bildet ein kleines Säckchen mit einer Oeffnung links vom Enddarm. Viel grösser und wohl bei *Parmophorus* allein als solche functionirend ist die rechte Niere. In ihrem Haupttheil bildet sie einen Sack, der vorn über dem Oesophagus liegt und sich zu beiden Seiten desselben etwas senkt. Nach hinten zieht sich der eine Theil dieses Sackes immer mehr in die Tiefe, umfasst die hintere Partie des Oesophagus vollständig, ebenso den Vorderdarm, und breitet sich unter dem Magen aus, und während die eine seiner Wandungen sich an die Fussmusculatur anlegt, bedeckt die andere von unten her die Oberfläche von Leber und Keimdrüse. Neben dieser einen Partie der rechten Niere, die sich nach unten zieht, haben wir noch eine andere zu berücksichtigen, die sich zwischen Magen und Rückenhaut eindrängt, und zwar hauptsächlich auf der rechten Seite. Es ist dies derjenige Theil, der nach Abheben der Rückenhaut sichtbar wird. Schon die unregelmässige Begrenzung dieses Nierenstückes lässt vermuthen, dass sein Bau nicht mehr der eines einfachen Sackes ist. In der That erkennt man auch auf Querschnitten, dass das Lumen durch mannigfache Scheidewände in einzelne Theile getrennt wird, und auf Längsschnitten sieht man noch deutlicher die Structur einer tubulösen Drüse. Mit anderen Worten, der weite Nierensack zieht sich in seinem obersten Theile in fingerförmige Fortsätze aus. Zwischen diesen Tubulis hindurch ziehen Mitteldarm und Enddarm. Je zwei Tubuli sind voneinander durch eine dünne Lage von Bindegewebe geschieden, das Lücken für die Circulation des Blutes enthält. Der Ausführungsgang der rechten Niere mündet ganz im Hintergrunde der Mantelhöhle auf einer kaum nennenswerthen Papille. Die vorderen, zerschlitzten Partien würde Haller als Vorderlappen bezeichnen. Derselbe legt den grössten Werth darauf, die rechte Niere als acinös darzustellen; es ist wohl richtiger, von secundär ausgestülpten Tubulis zu sprechen.

Die starken Papillen, die nach Haller den Papillargang auskleiden sollen, existiren nach Perrier nicht. Doch ist kein Zweifel an der Deutung überhaupt erlaubt. Es scheinen Missverständnisse vorzuliegen.

Digitized by Google

Perrier giebt an, dass die linke Niere ein einfacher Sack mit Papillen sei, während die rechte sich gegen den Porus verengert, so dass in der Mündungspapille ein schmalerer Gang liegt mit einigen Vorsprüngen, die man höchstens auf Schnitten für Zotten halten könnte. Er steht frei mit dem Hauptlumen in der Niere in Verbindung. — —

Bei *Haliotis* liegen die Verhältnisse ähnlich, doch ist die linke Niere noch etwas grösser. Sie ist mit ziegelrothen Zotten ausgekleidet. Haller freilich bezeichnet diesen Theil wieder als Papillargang, wenn ich richtig interpretire. Er würde mehr in einer hervorragenden Papille neben dem Rectum liegen und auf ihrer Spitze münden. Die rechte Niere, deren Mündung diesem Autor entgangen wäre, würde einen grossen Hinterlappen haben, einen weiten Sack, der durch den grossen Schalenmuskel etwas zur Seite gedrängt wurde, und einen Vorderlappen, der etwas weniger als bei *Fissurella* verzweigt ist. Indessen hat gerade hier Haller nach Perrier sich so viele Versehen zu Schulden kommen lassen, u. a. die Blutgefässe mit Ausführungen von Acinis verwechselt, dass wir Perrier's Schilderung, in der er manche Lücken in Wegmann's Beschreibung ausfüllt, zu Grunde zu legen haben.

Beide Nieren münden mit getrennten Oeffnungen aus, nachdem v. Jhering gezeigt hatte, dass die rechte Oeffnung nicht der Geschlechtsporus ist. Die rechte Niere ist ein grosser, brauner Sack, der hinten zwischen Leber und Pericard eindringt und dem letzteren sich in einer geschwungenen Linie anlegt. Ihr folgt der Renopericardialgang. Ein conischer, vorderer Zipfel läuft weit nach vorn, entlang dem grossen Schalenmuskel, und endigt schliesslich unmittelbar unter der Haut, der hier gelegenen Darmschlinge eng angeschmiegt. In diesem vorderen Theile sind die Wände gleichmässig von einer dicken, schwammigen Drüsenmasse bedeckt. Anders hinten; am Pericard und überall, wo die Niere an die Haut stösst, fehlt das Drüsenepithel. Es liegt der unteren Wand an, die die Leber berührt. Entlang dem Pericard zieht sich eine Scheidewand durch die Niere, die demnach hier in ihrem hinteren Abschnitt in zwei Räume getheilt ist, die vorn communiciren. Somit ist die Niere nicht acinös, sondern geschlossen. Der Drüsentheil stellt sich stark trabeculär dar, worauf ich zurückkomme. Die kleinere, linke Niere kann ihrer Structur nach als Papillensack bezeichnet werden. In Bezug auf den inneren Bau der Nephridien stellt sich *Haliotis* als eine in hohem Masse abweichende und differenzirte Form dar. — —

Von den Trochiden hat Haller *Turbo rugosus* und später *Trochus* untersucht und hat ähnliche Verhältnisse gefunden wie bei *Haliotis*, nur in noch besser geschlossenen Umrissen, — bis er, wie erwähnt, zuletzt die Trennung beider Nieren zugab. Danach würde v. Jhering in diesem Sinne recht behalten. Pelseneer hat übereinstimmende Grundzüge angetroffen bei verschiedenen *Trochus*, *Monodonta* und *Margarita*, und im Anschluss daran bei *Stomatella* und *Phasianella*. Die rechte Niere ist

Digitized by Google

danach viel grösser als Haller sie zeichnete. Sie zerfällt in einen reich gegliederten, drüsigen, hinteren Abschnitt und in die vordere Urinkammer, eine Art Ureter. Der drüsige Abschnitt hat einen dorsalen, quergelagerten Theil zwischen dem Pericard, der Leber und dem Magen, entlang dem Rectum; der andere, abdominale Theil dringt nach unten auf dem Spindelmuskel zwischen die Eingeweide und bis vorn unter den Oesophagus. Der Renopericardialgang, den hier selbst Perrier nicht fand, läuft von hinten nach vorn; er entspringt von der vorderen Partie des Pericards und öffnet sich in die Urinkammer, dorsal und ziemlich weit vorn. Perrier's Darstellung weicht namentlich in der Nomenclatur etwas ab: auch zeigt er eine allmähliche Umbildung zwischen *Turbo, Trochus* und *Monodonta*. Perrier unterscheidet einen Hinter- und einen Vorderlappen, die weit miteinander communiciren. Der Hinterlappen ist bei allen Formen gleich und dem Herzbeutel angeschmiegt; die ihm anliegende Wand ist drüsenfrei, die obere dagegen drüsig. Der drüsige Theil erhält von der anstossenden Leber reichlich zuführende Gefässe. Der Vorderlappen hört immer an der transversalen Mantelvene, dem Vas afferens der Kieme, auf, doch erstreckt sich ein Ureter noch etwas weiter nach vorn. Der Vorderlappen ist gross bei *Turbo*, im Körper gelegen, von dem er allseitig Blut bezieht. Die ganze Niere, Vorder- und Hinterlappen, wird von einer Vene durchzogen, mit verschiedener Verzweigung innerhalb der Niere, bald gleichmässig zu beiden Seiten, bald in ungleichmässigem Netz. Dieses Gefäss wird, mit Rectalvenen vereinigt, zum erwähnten Vas afferens der Kieme. Bei *Trochus* und noch mehr bei *Monodonta* verkleinert sich der Vorderlappen bis zum Verschwinden. Der Ureter erweitert sich zu einer Ampulle bei *Trochus*; er wird zu einer kleinen Papille bei *Monodonta*. Die linke Niere, ganz im Mantel eingeschlossen, liegt links vom Rectum. Auch diese Niere besitzt einen Renopericardialgang, ein Stück vor der Transversalebene, in der die Vorkammern in die Kammer münden. Sie ist nach Perrier länger als bei *Haliotis*, innen aber ebenso zottig.

Die Neritiden. Ueber *Nerita* und *Neritina* hat lange Unsicherheit geherrscht, da namentlich Claparède (1375) bei *Neritina fluviatilis* das Herz und die Niere zusammengeworfen hatte. Durch Landsberg (1425), Perrier (1462) an *Nerita*, *Neritina* und *Navicella*, und namentlich durch Haller (1411) ist der Sachverhalt aufgeklärt worden. Die Thiere besitzen nur eine Niere, und zwar, wie es scheint, die linke. Haller beschreibt das Nephridium von *Nerita ornata* als sackförmig, infolge der kräftig entwickelten Urinkammer. Es kommt nicht zu einer Trennung in Vorder- und Hinterlappen. Die Niere ist namentlich rechts am Enddarm compact, überall mit trabeculärem Gefüge, was Haller wieder als acinöse Structur deuten will. Die Kammer mündet mit kurzer Papille im Hintergrunde der Mantelhöhle, links vom Enddarm. Nahe der Mündung oder dem Nierenporus zweigt sich der Renopericardialgang ab, länger als bei allen übrigen, und links neben der Niere, gerade nach hinten ziehend, zum

Digitized by Google

Herzbeutel. Perrier betont die Aehnlichkeit des trabeculären Baues der Niere mit dem der Pulmonaten; wie bei diesen, springen rings Blätter vor, zum Theil quer hindurch reichend, zum Theil kürzer. Die Aehnlichkeit ist so gross, dass der Autor nicht abgeneigt ist, in den Neritinen einen Uebergang zu den Lungenschnecken zu erblicken, gegenüber Bouvier, der sie mit allen höheren Vorderkiemern von den Trochiden und Turbiniden ableiten will.

Wir werden gleich sehen, dass sich auf Grund der Histologie, soweit sie zur Genüge bekannt ist, nach der Niere eine Eintheilung in zwei, bez. drei Gruppen treffen lässt. Die Neritiden würden als Mononephridier zu den Monotocardien abschwenken. Die übrigen zerlegt Perrier in

a) Homonephridier: Fissurelliden,

b) Heteronephridier: *Haliotis*, Trochiden.

Leider lässt sich diese Gruppirung kaum weiter verwerthen, denn von *Scissurella* sind wir nicht hinreichend unterrichtet, und die Pleurotomarien hätten wir den Heteronephridiern zuzurechnen, was wiederum gegen die übliche und wohl begründete Anschauung von ihrer primitiven Stellung verstossen würde. Die Eintheilung kann also nur beschränkten Werth innerhalb der Rhipidoglossen beanspruchen. Jedenfalls betont aber Perrier mit Recht, dass es wichtiger ist, *Haliotis* auf Grund der Niere mit den Trochiden, Turbiniden (Pleurotomariiden? Bellerophontiden?) zusammenzustellen, als auf Grund der Kieme mit den Fissurelliden; die Eintheilung in Homo- und Heteronephridier ist, wie sich gleich zeigen wird, mindestens ebenso natürlich, als die in Zygo- und Azygobranchien.

Histologisches. Kreislauf der Niere.

Fissurella.

Die rechte Niere ist mit einem gleichmässigen Epithel ausgestattet, das insofern besonders merkwürdig ist, als es keine festen Excrete abscheidet. Bisweilen sind die Zellen ganz klar und zeigen nur die gewöhnlichen Protoplasmakörnchen. Oft aber sind sie ganz mit festen Concretionen ausgefüllt, welche den Kern verdecken können. Er liegt meist der Basis der verschieden langen Zellen genähert. Sie tragen sehr zarte Cilien ohne schärfere Abgrenzung einer distalen Platte (Plateau). Nach Perrier, dem wir hier folgen, sind entweder alle Drüsenzellen klar oder mit Concrementen beladen. Ein Durcheinander beider Arten, das Haller angiebt, soll nicht vorkommen. Da man im Innern der Niere niemals freie Concretionen antrifft, sondern höchstens ein schwaches Schleimgerinnsel, so bleibt nur anzunehmen, dass die Ausscheidung der Abfallstoffe auf osmotischem Wege erfolgt. Für die Concretionen könnte man denken, dass sie von innen her wieder aufgelöst würden, doch macht die gleichmässige, immer gesteigerte Ablagerung den Eindruck, als ob

Digitized by Google

sie aufgespeichert blieben bis zum Tode der Zelle bez. der Schnecke. Die obere Wand der Niere am Pericard erhält in allmählicher Umwandlung ein Plattenepithel. Die Verengerung in der Mündungspapille hat keine besondere Epithelstructur.

Die linke Niere ist von ähnlichen Zellen ausgekleidet, wie die rechte, so dass sie denn auch in Rückbildung wahrscheinlich noch fungirt.

Sehr bemerkenswerth ist der Mangel besonders geregelter Blutzufuhr. Die Nierenwände haben bei *Fissurella* weder Gefässe noch Lacunen, die ganze Oberfläche wird einfach von dem Blut umspült, dass die Zwischenräume zwischen ihr und den Nachbarorganen ausfüllt, ganz im Gegensatz zur nächsten Form.

Haliotis.

Die rechte Niere enthält verschiedene Formen von Drüsenzellen: Haller gab zwei an, die einen mit kleinem und rundem Kern und gelben Excrettropfen, die andern grün, mit grossem und ovalem Nucleus. Sie sollen auf verschiedene Acini vertheilt sein. Nach Perrier sind die Differenzen grösser. Alle Drüsenzellen sind verlängert, aber die einen sind oft ganz schmal und oft um den Kern, der in verschiedener Höhe liegen kann, angeschwollen; die andern sind alle gleichmässig gross und haben den Nucleus an der Basis. Bei den ersten ist das Protoplasma concentrirter und oft mit Granulationen erfüllt, besonders an der Basis und um den Kern. Ihre oft verschmälerten freien Enden haben eine Wimperplatte; Vacuolen fehlen immer. Die Zellen der zweiten Art zeigen ein ganz klares Protoplasma, das von feinsten Vacuolen schaumig erfüllt ist. Die freie Oberfläche springt meist rundlich vor; Cilien scheinen zu fehlen oder sind doch äusserst zart. Die zweite Form giebt zweifellos den grösseren Theil des Schleimes in den Harn. Die beiden Zellformen sind zwar nicht gemischt, aber doch nicht, wie Haller sagt, auf verschiedene Acini vertheilt; es scheint vielmehr, dass die erste Art in Streifen den grössern Gefässen folgt. Uebergänge zwischen den granulösen und blasigen Zellen giebt es nicht. Dazu kommt nun noch eine dritte Zellsorte, die wiederum scharf getrennt ist. Sie bekleiden die Urinkammer und die angrenzenden Trabekelvorsprünge. Weniger hoch als die Drüsenzellen, bilden sie eine äusserst gleichmässige Schicht normalen Wimperepithels und haben die Kerne alle in derselben Höhe, im ersten Viertel von der Basis aus. Sie haben offenbar die Aufgabe, die Excrete nach aussen zu befördern.

Der Kreislauf der Niere ist, entsprechend der hohen Gefässentwickelung, bei der für so primitiv geltenden Schnecke verwickelt genug; er bildet echte Gefässe, bis ins feinste verzweigt in den Bindegewebsbalken der Drüse. Da auch Muskelfasern sich den Blutbahnen anschmiegen, ist es sehr schwer zu sagen, ob es sich um wirkliche Gefässe oder um Lacunen handelt. Die Musculatur ist um so dichter, je weiter das Lumen. Als Füllmasse dient ein Bindegewebe mit eigenthümlichen

Digitized by Google

Nestern kleiner, plasmatischer Leydig'scher Zellen. In den feinsten Gefässräumen unter der Basalmembran des Drüsenepithels bemerkt man bindegewebige Endothelien, welche den Eindruck der Capillaren erhöhen.

Die linke Niere würde nach Wegmann als Vas afferens einen Zweig von dem Blutsinus an der Kiemenbasis erhalten, der das aus der rechten Niere abgeströmte Blut nach links weiterführte. Hier würde sich das Gefäss in feine Aeste auflösen und schliesslich wieder sammeln, um auf einem kürzeren Wege dem linken, auf einem längeren dem rechten Vorhofe zugeführt zu werden. Nach Perrier indess ist dieses Vas afferens zu schwach und zu unbeständig zur Versorgung der linken Niere oder des Papillarsacks; umgekehrt, die Verbindungen mit den Vorkammern sind die Vasa afferentia. Das Blut wird durch die Systole und Diastole der Vorkammern dem Papillensack zu und aus ihm abgeführt; die Papillen enthalten Blutkammern im Innern; sie sind nicht solid, wie Haller sie darstellt. Die centrale Lacune endet blind in der Spitze; sie wird von feinsten Bindegewebsfäden durchzogen, welche ringsum Maschen bilden und einen centralen Hohlraum freilassen. In ihm findet man Blutgerinnsel und Blutkörperchen. Die Maschen umgekehrt sind ausgefüllt von subepithelial gelegenen Bündeln eigenthümlicher Stäbchen von 0,03—0,04 mm Länge und 0,01 mm Breite, welche Perrier für eine Art von Albumin-Krystalloiden hält. Man sieht in der lebenden Papille einzelne sich loslösen und in den Blutstrom übergehen. Danach würde der Papillensack, ähnlich der Leber, die doppelte Aufgabe haben, einmal Reservestoffe zu bilden und andererseits excretorisch zu wirken. Die Epithelzellen dieser Niere sind viel kleiner als die Excretzellen in dem rechten Organ; ihr Protoplasma ist hell, sie sind mit Cilien bedeckt, und, was ihre secretorische Function am meisten in Frage stellt, ihre Zellkerne liegen in verschiedener Höhe, manchmal fast am distalen Ende. Indessen lässt sich eine schwache Secretion unmittelbar nachweisen, denn es wird vom Papillensack ein opalescirender Schleim gebildet, allerdings viel weniger als in der rechten Niere.

Trochiden.

Die rechte Niere zeigt dieselben drei Zellformen wie bei *Haliotis*. Der Ureter enthält in seinem Epithel zahlreiche Schleim-, bez. Becherzellen. Dass die rechte Niere ebenso ein reiches Gefässnetz hat, ist schon gesagt. Die linke Niere ist in dieser Hinsicht verschieden. Sie erhält hier wirklich ihr Blut nicht aus den Vorhöfen, wiewohl sie auch mit ihnen in Verbindung steht, sondern in der That durch zwei Sinus, die von der rechten Nierenvene kommen.

3. Monotocardien. Uebersicht.

Für die höheren Vorderkiemer sind die mannigfachen Einzeluntersuchungen von Leydig, Haller, Bernard, Garnault u. a. durch

Digitized by Google

Perrier zusammengefasst und ergänzt worden. Sie ergeben im allgemeinen eine grosse Uebereinstimmung des Baues, mit Ausnahme einer Reihe von Typen, die sich gleichzeitig durch ihre Biologie auszeichnen: *Paludina*, *Cyclostoma*, *Valvata*, *Ampullaria*, d. h. Formen des Süsswassers oder des Landes. Der allgemeine Bau ist nach R. Perrier (1463) der folgende:

Das Nephridium ist eine Tasche, die immer unmittelbar hinter der Mantelhöhle liegt, von der sie nur eine Membran trennt. Man sieht sie von aussen, wenn man die Schale abgenommen hat. Sie liegt gleich rechts neben dem Pericard, in der Nachbarschaft des Rectums. Die Beziehungen zu diesem sind ziemlich schwankend, meist geht der Enddarm zwischen Herzbeutel und Niere etwas tiefer im Körper hindurch; aber bei einer anderen, ziemlich zahlreichen Gruppe höherer Taenioglossen geht der Enddarm vollständig durch die Niere hindurch, indem er sich an ihre Decke heftet. Dadurch wird die Niere in zwei Lappen getheilt. Der äussere Nierenporus liegt immer, ausser bei *Valvata* und *Paludina*, als ein Schlitz in der Membran, welche die Niere von der Athemhöhle trennt. Seine Ränder sind verdickt, infolge eines starken Sphincters, der einen reichen Nervenplexus enthält, im Zusammenhange mit dem benachbarten Visceral- oder Abdominalganglion.

Die Muskelfasern des Sphincters liegen oberflächlich, unmittelbar unter der Basalmembran des Epithels, ebenso auf der innern als auf der äusseren Seite des Porus. Der Zwischenraum wird umgekehrt durch strahlige Muskelfasern eingenommen, welche, als Dilatatoren, seine Oeffnung bewirken.

Die beiden Muskelsorten sind übrigens ziemlich verschieden; die des Dilatators bilden derbe Bänder, deren Fasern sich in der Nähe der Nierenöffnung auflösen, zwischen die des Sphincters eindringen und sich an der Basalmembran des Epithels inseriren. Die Fasern liegen dicht zusammen, ohne Bindegewebe dazwischen, und lassen eine kräftige, contractile Rindenschicht von dem plasmatischen Mark unterscheiden. Die Rinde ist bei den Fasern des Sphincters viel unbedeutender; sie sammeln sich auch nicht in Bündel, sondern bilden eine gleichmässige Lage mit plasmatischen Bindegewebszellen dazwischen, die oft gelbe Granulationen enthalten.

Der Renopericardialgang hat stets eine gewisse Länge; auch bei *Ranella*, wo er am kürzesten ist, misst er noch 1 mm. Bei anderen, z. B. bei *Cassidaria*, wird er viel länger und mündet, wie schon Haller (1410) angab, im Umfang des Nierenporus, in anderen Fällen etwas weiter davon. Die Annahme von Wolff (1499) indessen, dass dieser Canal direct mit dem Porus zusammenhinge, bestätigt sich nicht; die Muskeln beider Oeffnungen bleiben stets selbstständig. Der ganze Canal wird ausgekleidet von hohem Wimperepithel mit langen Cilien.

Das Nephridium ist nur ausnahmsweise, wie bei *Paludina*, durch die Drüsenmasse fast ausgefüllt, sonst hält sich das secernirende Epithel, auf

Digitized by Google

einem Stroma von Gefässen und Bindegewebe, nur an der Wand, und oft nur an beschränkten Theilen. Die Vorderwand, sowie die, welche an die Leber stösst oder ans Pericard, bleiben frei von eigentlichem Nierenepithel. Wir erhalten also eine geräumige Urinkammer. In den meisten Fällen theilt sich die Niere in zwei Abschnitte, die Haller als Vorder- und Hinterlappen bezeichnete, ohne ihre grossen Unterschiede zu erkennen. Ganz im Gegensatz zu den Trochiden, bei denen Vorder- und Hinterlappen dieselbe Structur haben, sehen wir hier in dem Vorderlappen ein besonderes Organ, das Perrier als Nierendrüse oder „glande nephridienne" bezeichnet. Nur der grössere Rest stellt das eigentliche Nephridium dar.

Nephridialdrüse.

Die Nephridialdrüse, von einer sehr constanten Structur, bildet ein Band am Dach der Niere, entlang dem Pericard und der Mantelhöhle. Ihre Farbe ist immer von der der Niere scharf verschieden. Von der Nierenkammer aus gesehen, hat sie ein ganz anderes Aussehen als diese, starke, unregelmässige Falten, verzweigt und anastomosirend, senkrecht auf die Längsaxe. Die Falten sind fleischige, faserige Pfeiler. Der Querschnitt des Organs ist dreieckig; die Muskelpfeiler liegen hauptsächlich auf der Seite der Urinkammer. Von der Niere aus wuchern kleine Blindsäcke mit Wimperepithel herein (s. u.); sonst wird der Raum durch Bindegewebe erfüllt, welches von Blutlacunen durchsetzt ist. Die Lacunen werden immer weiter und bilden einen Hauptgang nach der Vorkammer des Herzens zu. In der That bildet die Nephridialdrüse nur einen Appendix des Vorhofs, von dem aus sie mit Leichtigkeit injicirt werden kann. Die von Haller (1410) gezeichnete Arterie existirt nicht. Hier zeigt sich ein grosser Unterschied in der Blutzufuhr gegenüber der Niere (s. u.). Der Vorderlappen der Niere der Trochiden wird in derselben Weise mit Blut versorgt, wie der Hinterlappen, so dass also eine Homologie zwischen der Nephridialdrüse und dem Vorderlappen der Niere schon aus diesem Grunde ausgeschlossen ist.

Haller giebt eine Form von Bindegewebselementen an, Perrier drei. Zunächst kleine sternförmige Zellen, deren Kern fast die ganze Zelle ausfüllt, und deren Ausläufer sich zu einem Maschenwerk verbinden. Die Maschen sind zum Theil leer und bilden die Blutlacunen; andere sind mit grossen Leydig'schen Plasmazellen erfüllt. Die meisten enthalten die dritte und wichtigste Form, die auch Haller angab. Diese Zellen sind ziemlich gross und fest aneinander gedrängt, so dass sie scheinbar ein compactes Gewebe bilden. Ihr körniges Protoplasma erfüllt die Zelle fast gleichmässig; die Kerne von mittlerer Grösse liegen in der Mitte und zeigen immer gesonderte Kernkörperchen. Zelltheilungen werden nicht beobachtet. Vacuolen und Ablagerungen von fremden Substanzen kommen nicht darin vor.

Digitized by Google

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass wir es mit einer Blutdrüse zu thun haben; doch bleibt es zweifelhaft, ob Reservestoffe darin aufgespeichert oder Blutkörperchen gebildet werden. Man könnte im Interesse der ersten Möglichkeit an das schnelle, sprungweise Wachsen der Schnecken denken. So fand Perrier die Ranellen immer mit ausgebildetem Peristom, woraus er schliesst, dass das Wachsthum der Schale sich nur infolge der Raschheit, mit der sichs vollzieht, der Beobachtung entziehen konnte. Dieser Wachsthumsperiode könnten die Reservestoffe zu gute kommen. Doch fehlt dafür die thatsächliche Unterlage insofern, als sich in der Structur der Nephridialdrüse periodische Schwankungen zeigen müssten. Da sie das nicht thun, erhält die zweite Hypothese mehr Wahrscheinlichkeit. Die gleichmässig protoplasmatische Structur der betreffenden Zellen scheint in der That anzudeuten, dass es sich um Neubildung von Blutkörperchen handelt. Wirklich glaubt Perrier gelegentlich auch ihre Loslösung vom Stroma gesehen zu haben. Die Musculatur der Drüse könnte recht wohl Pulsation hervorrufen und den Blutstrom verstärken.

Die erwähnten kleinen Aussackungen der Niere, welche in die Blutdrüse eindringen, durchbrechen die Muskelschicht und enden, oft verzweigt, in Blindsäckchen, ohne die gegenüberliegende Wand zu erreichen. Die Blindsäckchen sind mit einem gleichmässigen Epithel erfüllt, von wechselnder Zellform je nach den Gruppen, cubisch bei *Littorina*, cylindrisch bei den Muriciden, durchweg mit langen Wimpern. Die Zellen enthalten keine Vacuolen, sondern höchstens Andeutungen von granulösen Abscheidungen.

Die Blutdrüse fehlt wieder bei einer Anzahl biologischer Charakterformen, *Paludina*, *Valvata*, *Cyclostoma*, auch bei *Cerithium* und *Vermetus* (s. u.).

Einzelbeschreibungen.

Leider ist es bei dem Umstande, dass Haller die Nephridialdrüse nicht von der Niere sonderte, nicht möglich, seinen Schilderungen mehr zu entnehmen als die gröberen Züge, wodurch die Ausnutzung seiner Arbeiten sehr zusammenschrumpft. Dasselbe gilt natürlich von allen älteren Darstellungen. Es bleibt vorläufig nichts weiter übrig, als alle Bilder mariner Vorderkiemer, soweit nicht, wie von *Vermetus*, abweichende Angaben vorliegen, nur in groben Umrissen dem allgemeinen Schema einzufügen.

Wesentlich scheint mir's, dass die Ausbildung der Niere nicht Schritt hält mit der des Nervensystems, so dass wir das System in keiner Weise geradlinig verfolgen können. Die Verhältnisse gestalten sich anders, wenn wir den Umriss, anders, wenn wir feinere histologische Differenzirung zu Grunde legen. Ich folge in den normalen Formen Perrier's Anordnung.

Digitized by Google

Normale marine Formen.

Littorina. Von *L. littorea* giebt Perrier eine gründliche Beschreibung als von einem möglichst einfachen und klaren Fall. Die Niere bildet einen graugrünen, abgeflachten Cylinder zwischen der Decke der Mantelhöhle vorn und der Leber hinten. Sie schmiegt sich dem Pericard an, so dass die Nephridialdrüse sich als ein schmales, weisses Band dazwischen schiebt und sich, noch verfeinert, am Vorderrand der Niere quer herüberzieht. Man sieht sie freiliegen nach Wegnahme der Schale. Das Drüsengewebe sitzt an den Seiten des Cylinders und lässt nur die Stelle am Pericard frei, sowie die Vorder- und Hinterwand. Es besteht aus vielfach anastomosirenden Lamellen. Man versteht sie am besten nach der Verästelung des zuführenden Gefässes. Dieses dringt von vornher ein als ein Ast des vorderen Abdominalsinus. Dieser Ast verzweigt sich reichlich im Innern, so dass jeder Zweig im freien Rande je einer Drüsenlamelle entlang läuft. Hier hat jedes Gefäss noch eigene Muskelwände (einmal wurde selbst eine Muskelhypertrophie beobachtet). Im Innern der Lamellen löst sich's in Lacunen auf. Die abführenden Gefässe, zunächst mit diesen Lacunen anastomosirend, liegen oberflächlich, wie bei den Pulmonaten. Etwa zwanzig stärkere Aeste streben nach dem Pericard zu und vereinigen sich in einer Lacune, welche nichts anderes darstellt als den Hohlraum der Nephridialdrüse. Eine Reihe kleinerer Gefässe zieht nach dem entgegengesetzten Nierenrande, um in dieselbe Lacune einzumünden, die in die Vorkammer übergeht.

Das Epithel erscheint verschieden am freien Rande der Lamellen und an deren Basis. An letzterer finden wir eine gleichmässige Schicht von Drüsenzellen mit basalem Kern und grossem Secrettropfen am freien Ende; in ihm liegen die Concretionen. Wimpern fehlen hier. Am Lamellenrand finden sich gewöhnliche, stark flimmernde Cylinderzellen, oben meist verbreitert, zum Abführen des Excretes. Dazwischen liegen Drüsenzellen, die hie und da auch noch zu flimmern scheinen, und bei denen der Secrettropfen weniger scharf hervortritt. Mit anderen Worten: hier dürften Uebergänge zwischen gewöhnlichem Epithel und den typischen Drüsenzellen vorliegen. In diesen kommt es auch vor, dass zunächst zwei Tropfen oder Vacuolen auftreten, die nachher zu einer verfliessen.

In dem schleimigen Excret sieht man nun Gebilde liegen, die von den früheren Autoren, zuletzt noch von Garnault bei *Cyclostoma,* für abgestossene Zellen gehalten wurden. Die Vacuole ist von einem schmalen, ungleich dicken Protoplasmaring excentrisch umgeben. Indessen fehlt ein Kern, und die nähere Beobachtung zeigt, dass die Zellen nicht abgestossen werden, sondern dass sich nur die Secrettropfen abschnüren und loslösen. Die Zelle fungirt weiter.

Die Blindsäckchen in der Nephridialdrüse sind mit einem cubischen Wimperepithel ausgekleidet.

Digitized by Google

Die longicommissuraten Neotaenioglossen.

Strombus und *Chenopus* schliessen sich nach Perrier ohne weiteres an *Littorina* an.

Die übrigen Formen haben nach ihm und Haller eine Niere, welche durch den Enddarm in zwei Lappen zerfällt, in verschieden starkem Grade bei *Ranella*, *Triton*, *Cassis*, *Cassidaria*, *Dolium*. Bei den Cassididen ist das Rectum immer so weit in der Drüse verborgen, dass es von aussen unsichtbar bleibt. Bei *Ranella* tritt das Rectum vorn an die Oberfläche, so dass die beiden Nierenlappen hinten zusammenhängen. Bei *Dolium* sind sie fast vollständig voneinander getrennt. Die Hauptsache bleibt, dass beide Lappen vollständig dieselbe Structur besitzen. Die eigentliche Drüsengegend ist ziemlich beschränkt; sie sitzt an der oberen Seite, fehlt aber am Pericard und dahinter an der Berührung mit Leber und Geschlechtsorganen. Der Nierenporus hat die gewöhnliche Lage und Structur. Der Nierentrichter wechselt; er ist ziemlich lang bei *Dolium*, mit weiter Oeffnung am Pericard und enger an der Niere. Bei *Cassidaria* wird er kürzer, und bei *Ranella* reducirt er sich fast nur auf eine Oeffnung von $^1/_2$ mm Länge. Die Nephridialdrüse ist wohlentwickelt entlang dem Pericard und dem vorderen Nierenrande. Die Canälchen von der Niere aus durchsetzen sie quer in reich verzweigten Blindsäckchen. Die Niere stellt in beiden Lappen sehr unregelmässige, schwammige Bildungen dar, etwa wie zwei Gebirgskämme mit seitlichen Ausläufern. Auf den Kämmen verläuft je ein zuführendes Gefäss, Vas afferens, in entsprechender Verzweigung, mit mancherlei Anastomosen. Ausserdem kommen noch eine Menge kleine Lacunen von dem vorderen Abdominalsinus zwischen den Eingeweiden. Die grösseren Gefässe haben wieder eine gute Ringmusculatur und sogar ein deutliches Endothel. Weiterhin giebt es bloss Lacunen. Auf der Oberseite der Niere, also von aussen, sieht man zwei abführende Gefässe oder Vasa efferentia, welche das Nierenblut weiterhin der Kieme zuführen.

Ein Schnitt durch die Niere zeigt bei *Cassidaria* das schwammige Gefüge in regelmässige Bindegewebswaben getheilt, die auf beiden Seiten von dem secernirenden Epithel bedeckt sind. Das Bindegewebe besteht aus feinen, langgestreckten und verzweigten Zellen, mit und ohne Lacunen dazwischen. Je grösser die Lacunen, umso mehr treten Leydig'sche Zellen dazu. Bei *Dolium* wird das Maschenwerk viel unregelmässiger: die Lumina werden oft zu kaum sichtbaren Spalträumen.

In der Tiefe des Schwammes ist überall ein gleichmässiges Secretepithel, jede Zelle bei voller Thätigkeit mit grosser Vacuole. Auf der freien Fläche, also nach der Urinkammer zu, treten wieder die gewöhnlichen Wimperzellen auf, mit allmählichen Uebergängen zu den Secretzellen. Dazu aber erhält das Wimperepithel noch gemeine Becher- oder Schleimzellen.

Digitized by Google

Bei *Dolium* haben die eigentlichen Drüsenzellen noch eine Besonderheit: jede Vacuole enthält eine grosse, concentrisch geschichtete Concretion, fast nach Art der Stärkekörner. Sie hat Haller verleitet zur Verwechselung mit einem Zellkern, so dass er den eigentlichen Zelleib, der als relativ schmaler Saum die Vacuole einhüllte, für Bindegewebszellen hielt um je eine Nierenzelle, nach Perrier's Deutung.

Betreffs der von Schiemenz für *Dolium* beschriebenen Analniere s. oben. Es handelt sich um eine Analdrüse, welche nach Perrier innerhalb der Gruppe eben nur der einen Gattung zukommt. Ob wir aber in solchen Analdrüsen Reste eines zweiten, rechten Nephridiums zu erblicken haben, bleibt unsicher.

Die Heteropoden.

Für die Heteropoden sind wir auf die alten Untersuchungen von Souleyet und namentlich von Gegenbaur beschränkt. Es ist charakteristisch, dass Keferstein das Nephridium danach noch als contractiles Organ beschreibt, ein länglicher Sack, der mit dem Pericard in Verbindung steht und sich zwischen Kieme und After nach aussen öffnet, das innere Epithel mit den üblichen Concretionen. Das Nephrostom hat einen kräftigen Sphincter und andererseits Radiärfasern, die es von Zeit zu Zeit offen halten. Der proximale Theil der Wand trägt ein Netzwerk von Muskelfasern, deren Contraction die Niere bis zum Verschwinden des Hohlraums zusammenpressen. Die Erweiterung geschieht durch Muskelfasern, die von der Wand nach der Haut strahlen. Die Ansicht der alten Autoren, dass durch die mehr oder weniger rhythmischen diastolischen und systolischen Bewegungen Wasser ins Blut aufgenommen wird, ist durch Joliet's Beobachtungen (1477) in erfreulicher Weise dahin abgeändert, dass sich's um einen Flüssigkeitsstrom nach aussen handelt. Die Cilien des Renopericardialgangs führen Wasser aus dem Pericard in die Niere, und deren Contractionen treiben das Fluidum nach aussen. Wahrscheinlich hängt die Einrichtung mit dem hohen Wassergehalt des Heteropodenkörpers zusammen, andererseits zeigt sie den Weg, der bei allen Gastropoden den Excretionsstoffen vorgeschrieben ist.

Natica.

Die *Natica*-Arten sind ausgezeichnet durch eine auffallende histologische Differenz der beiden Nierenlappen.

Die Niere hat die gewöhnliche Lage zwischen Pericard und Rectum, nur kommt sie weniger an die Oberfläche, da Rectum und Genitalmasse sich von rechts her darüber legen. Der Nierenporus im Hintergrund der Athemhöhle stellt sich als grosse Spalte dar. Die Drüsenmasse nimmt bloss die Oberseite der Niere ein, mit Ausnahme eines mittleren, drüsenfreien Längsstreifens, der eben die Theilung in die zwei Lappen zu Wege bringt. Die Lappen unterscheiden sich schon äusserlich: der rechte sieht in frischem Zustande bei *Natica josephina* fleischfarben aus,

Digitized by Google

der linke weisslich, wie die breite, derbe Nephridialdrüse an seiner Seite neben dem Pericard.

Die Blutzufuhr geschieht vom Abdominalsinus aus durch eine Menge von Lacunen, die von allen Seiten hereindringen und, wie gewöhnlich, zunächst zu Gefässen werden. Unter ihnen zeichnet sich eins besonders aus, das von vorn rechts ausgeht und mit dem einen Zweige sich in dem reichen, dichten Maschenwerk des rechten Lappens auflöst, mit dem stärkeren dagegen den linken Lappen versorgt. Der rechte Lappen hat die gewöhnliche Nierenstructur; höchstens wird die Differenz zwischen den Wimperzellen der Oberfläche und den Secretzellen in den Maschenräumen noch schärfer als bei den vorigen Formen. Die abführenden Gefässe dieses Lappens, oberflächlich wie überall, bringen das Blut zur Kieme.

Im linken Lappen gabelt sich das Gefäss mehr der Länge nach und giebt regelrecht Seitenzweige nach der Nephridialdrüse ab, in die es schliesslich übergeht. Das Nierenblut gelangt also auf verschiedenem Wege in den Vorhof des Herzens, rechts auf dem Umweg durch die Kieme, links durch die Nephridialdrüse unmittelbar.

Der linke Lappen zeigt nun nicht das übliche Maschenwerk, sondern mehr oder weniger grosse Papillen mit Bluträumen im Innern. Und in der That haben auch die Epithelzellen hier ein helles Protoplasma, und unter ihnen finden wir dieselben Krystalloide wie in der linken Niere oder dem Papillensack von *Haliotis* und den übrigen Heteronephridiern.

Es liegt nahe, mit Bouvier (1363) die Naticiden auf Grund der Niere als einen besonderen Zweig von den Rhipidoglossen abzuleiten, wiewohl andere Organe zu einem andern Ergebniss führen.

Die allgemeinen Nierenumrisse verwandter Formen füge ich nach Haller (1410 III) ein.

Bei *Sigaretus* behält der linke Lappen seine frühere Lage bei, der rechte rückt nach vorn und rechts in der Kiemenhöhle neben und hinter die Hypobranchialdrüse weit vor.

Bei den Calyptraeiden wechselt die Niere etwas nach Form und Lage, der ganzen Körperänderung entsprechend. Zunächst länglich sackartig, wird sie mehr rund bei *Janacus*. Ihre Längsaxe ist bei *Trochita* von vorn nach hinten gerichtet, bei *Crucibulum* und *Crepidula* führt sie eine Drehung um 130° aus, so dass sie in eine Querlage kommt.

Betreffs der Histologie schliesst sich Haller in den jüngeren Arbeiten mehr an Perrier an, insofern als rechts vesiculöse Zellen mit Concretionen, in der Nähe von Urinkammer und Nephrostom Cilien, links Epithelien beschrieben werden, die höchstens kleine Körnchen im Protoplasma oder helle Excrettropfen enthalten.

Digitized by Google

Cypraea.

Für die Cypraeiden, die andere Familie der Semiproboscidiferen Macdonald's, liegen neben ganz wenigen Bemerkungen oberflächlicher Art von anderer Seite nur die Bearbeitungen Haller's und Perrier's vor, und auch diese reichen, aus Materialmangel, nicht bis zur histologischen Analyse. Immerhin lässt sich eine ähnliche hohe Differenzirung erkennen, wie bei den Naticiden, jedoch nicht ohne wesentliche Unterschiede.

Entsprechend der auffallenden Verlagerung und Dehnung der Mantelhöhle, hat auch die Niere eine Umgestaltung in ihren äussern Umrissen erfahren. Denkt man sich für die Bezeichnungen die Verhältnisse der Kiemenhöhle auf die normale Lage zurückgeführt, dann erscheint das Nephridium als ein langes, ziemlich schmales Organ, ganz an die Decke der Mantelhöhle gerückt, zwischen dem Pericard links hinten und dem After rechts vorn. Von der Mantelhöhle aus ist sie in ganzer Länge sichtbar, von aussen jedoch nur in ihrem hinteren Theile, da der vordere Abschnitt unter dem Rectum liegt. Die Spalte des Nierenporus liegt nicht weit vom Pericard. Die Nephridialdrüse liegt am Pericard. Im Innern zeigt sich die Gliederung des Drüsengewebes in zwei Lappen von ganz verschiedener Structur: der eine, der den gewöhnlichen Nierenschwamm darstellt und dem rechten Lappen von *Natica* entspricht, sieht graubraun aus und liegt vorn unter dem Rectum, mit dem er fest verwachsen ist; der andere, dem linken Lappen der *Natica*-Niere homologe, ist heller gelb, liegt hinten und umfasst sichelförmig die Nephridialdrüse. Wesentlich ist nur der Unterschied, dass dieser Lappen, der aus dicht gedrängten Blättern nach Art eines Buches sich aufbaut, gar nicht mit der Blutdrüse zusammenhängt, sondern durch einen schmalen Streifen drüsenfreier Nierenwandung davon getrennt bleibt. Aus dem rechten Lappen beschreibt Haller orangegelbe Concretionen. Hier bleibt vorläufig eine Unklarheit betreffs der Blutzufuhr in der Nephridialdrüse. Sonst entspricht das Vas afferens der Niere ungefähr dem von *Natica*. Der Hauptstamm entspringt aus dem Abdominalsinus und theilt sich in einen Ast für den Vorder- und einen für den Hinterlappen. Die Vasa efferentia sammeln sich an der freien Unterseite und werden durch ein Quergefäss mit der Kiemenbasis verbunden.

Die Stenoglossen.

Nach der Nierenform sollen sich nach Perrier die Rhachi- und Toxoglossen eng zusammenschliessen, oder doch, wenn sie in zwei Gruppen getheilt werden, anders zu gruppiren sein, als nach der Radula. Die eine Gruppe, welche Perrier die Meronephridier nennt, umfasst Voluten, Olividen und Coniden, die andere, die der Pycnonephridier, die Purpuriden, Muriciden u. verwandte.

Digitized by Google

α. Merophridier.

Auffallenderweise schliessen sich die Voluten nahe an die Cypraeen an, daher die Gruppe von Perrier auch als volutoide Stenoglossen bezeichnet wird.

Voluten. Die Niere nimmt einen grossen Theil des Mantelhöhlendachs ein; links wird der Herzbeutel von der Nephridialdrüse umfasst. Darauf folgt der linke Nierenlappen, der wieder ein noch schmaleres, bogenförmiges Band um die Nephridialdrüse bildet, und dann kommt der enorme rechte Lappen, der mit seinem rechten vorderen Zipfel bis vor zum After reicht. Der Nierenporus liegt hinten im Grunde der Kiemenhöhle, wie immer. Der Enddarm verbirgt sich fast ganz in dem rechten Lappen. Der ist so massig und schwammig, dass nur wenig Raum für die Urinkammer bleibt. Er wird secundär durch tiefe Furchen in eine Anzahl kleinerer Lobuli gespalten. Das zuführende Gefäss, das vom Abdominalsinus kommt, liefert eine Anzahl Zweige, die zunächst auf der Criste der Lobuli entlang laufen. Der Hauptzweig begiebt sich zu dem schmalen linken Lappen, in welchem er entlang zieht. Man kann diese Gefässverzweigung zur Noth auf die von *Cypraea* (s. o.) zurückführen.

Olividen. Wie mir scheint, überschätzt Perrier die Aehnlichkeit zwischen diesen und den Voluten, die er aufgefunden hat. Die Niere bildet hier ein cylindrisches Gebilde, das mit freier Papille in die Mantelhöhle vorspringt. Auf ihr liegt der spaltförmige Porus. Ihre Wände sind dünn und drüsenfrei. Der Nierencylinder theilt sich im Innern wieder in den linken und rechten Lappen, die einander parallel ziehen, der linke wieder an die Nephridialdrüse und das Pericard gelehnt. Der rechte, eigentliche Nierenlappen ist vom Rectum durchsetzt.

Soweit wie bei den vorigen. Aber nun die Unterschiede. Die Lappen greifen mit ihrem Relief etwas ineinander, allerdings ohne Structurübergang, und die Structur erscheint wesentlich verschieden in der gröberen Anordnung. Das Blut dringt theils in vielen Querlacunen aus dem vorderen Abdominalsinus in den rechten, eigentlichen Drüsenlappen. Ein Hauptgefäss, von demselben Ursprung, gabelt sich rechts vorn, so dass, wie gewöhnlich, jeder Zweig einen Lappen versorgt. Erscheint schon der rechte mehr oder weniger gefiedert, so wird dieses Gefüge noch viel deutlicher beim linken. Das Gefäss giebt regelmässig Querzweige ab. Die Fiedern sind kürzer nach links, nach der Nephridialdrüse zu. Sie erscheinen mit Tuberkeln oder Papillen besetzt, so dass wieder der linke Lappen dem Papillensack der Heteronephridier ähnelt.

Coniden. Die Verhältnisse sind die gleichen in Bezug auf Lappen und Innervirung. Nur das Längsgefäss des linken Lappens ist noch mehr zur Seite gerückt, so dass die Fiedern gegen die Nephridialdrüse

Digitized by Google

so gut wie verschwinden. Im Gegentheil setzt sich der linke Lappen gegen die Blutdrüse als dicker Wulst ab.

β. Pycnonephridier.

Die höchste Form der Differenzirung zeigen unter grosser gegenseitiger Uebereinstimmung *Murex*, *Purpura* und *Buccinum*. Da Perrier Haller's Beschreibungen, von älteren Angaben ganz abgesehen, durchaus kritisirt und zurückweist, so haben wir lediglich seiner Schilderung zu folgen. Wir finden links vom Pericard die Nephridialdrüse, entweder an diesem entlang, oder nur im vordern Winkel sich erstreckend. Die Niere selbst hat sich gewissermassen rechts über das Rectum hinweggelegt, so dass dieses jetzt unter ihr nahe dem Pericard nach vorn verläuft. Die Drüsensubstanz erstreckt sich über all ihre Wände, ausser am Pericard und Rectum.

Der Bau der Drüse ist merkwürdig concentrirt, insofern als der rechte und linke Nierenlappen mit ihren Fiederlamellen fest ineinandergreifen. Man versteht's am besten von den Blutgefässen aus. Das Vas afferens, vorn in der Nähe des Nierenporus aus dem Abdominalsinus entspringend, theilt sich gleich in die üblichen beiden Zweige. Der eine, der die eigentliche Niere oder das Aequivalent des rechten Lappens versorgt, theilt sich in höchstens zehn Zweige, welche auf den vorspringenden Kanten der einzelnen Lamellen auseinanderstrahlen. Die stärksten Lamellen liegen hinten. Die Gefässe, zunächst wieder mit eigenen Wänden, lösen sich in jedem einzelnen Lamellensystem in ein Lacunennetz auf, ohne dass jedoch die Lacunen der einzelnen Lamellensysteme miteinander in Verbindung träten. Vielmehr sammeln sie sich aus jedem Lamellensystem wiederum an der Oberfläche. Wir sehen also auf dieser die gleiche Anzahl abführender Gefässe (jetzt wieder mit eigenen Wandungen) einander parallel nach rechts ziehen, wo sie sich am rechten Rande in einem Ringgefäss sammeln, um, mit dem Blut aus dem Rectalsinus vereint, zur Kieme zu ziehen.

Von der Decke hängt nun zwischen dieser Drüsensubstanz und der Nephridialdrüse eine freie Lamelle herab, von der aus nach der einen Seite, d. h. nach der Urindrüse zu, eine Anzahl Lamellensysteme ausstrahlen und zwischen die Lamellensysteme eben dieser Drüse hineingreifen. Die freie Lamelle mit diesen Verzweigungen stellt offenbar den eigenthümlich umgewandelten linken Nierenlappen der vorigen Formen vor. Das erwähnte Gefäss läuft im freien Rande der Hauptlamelle entlang und verzweigt sich ebenso in die Cristen der Nebenlamellen. Aber hier endet das Gefäss überall blind, ohne sich in Lacunen aufzulösen. Naturgemäss kann in diesen Blutbahnen nur ein langsamer Blutstrom hin und her wandern.

Die Histologie entspricht ganz den Verhältnissen, die wir früher sahen. Die Lamellen der Urindrüse haben in der Tiefe der Maschen ein gleichmässiges Excretepithel mit grossen Vacuolen, in jeder eine oder

Digitized by Google

mehrere Concretionen. Auf den Kämmen steht ein reines Wimperepithel, wenn auch mit weniger [illegible]ten Wimperplatten als bei *Littorina*; zwischen beiden ein Uebergangsepithel. Auch die Wimperzellen enthalten hier und da noch zufällige Concretionen.

Der linke Lappen hat wieder Zellen mit klarem Protoplasma, und darin treffen wir abermals in sehr reichen Packeten die Ablagerungen von Krystalloiden. In den Nischen der stark musculösen Nephridialdrüse endlich haben wir ein Wimperepithel, niedriger als in der Urindrüse und wohl noch schwach secernirend. — —

Die Harpiden. Mit der verbreiteten Anschauung, welche die Harpiden in nächste Verwandtschaft bringt zu Voluten und Oliven, steht die Niere im Widerspruch. Sie entspricht durchaus der von *Buccinum*, höchstens mit dem geringen Unterschiede, dass der linke Lappen, bez. die Hauptlamelle, welche sich in gleicher Weise um die eigentliche Urindrüse herum schlingt, etwas breiter ist.

Concholepas. Perrier stimmt mit Haller in der Beschreibung der Niere überein, ebenso in der systematischen Stellung nahe den Purpuriden. Doch ist diese gerade auf die Niere am wenigsten zu begründen, denn sie ist einfacher gebaut. Sie ist ein sackförmiges Organ vor der Leber, der sie mit ihrer hintern Fläche anliegt. Die Nephridialdrüse ist am Pericard schwächer entwickelt; ihre Hauptmasse entwickelt sich entlang der Mantelhöhle, wo diese an die Urinkammer stösst. In dieser öffnet sich der Renopericardialgang ziemlich weit vom spaltförmigen Nierenporus. Das Drüsenparenchym der Niere selbst entfaltet sich hauptsächlich auf der Hinterfläche, die an die Leber stösst. Es ist durch und durch gleichmässig und durch Einschnitte in drei unregelmässige Lappen getheilt, die indess keine verschiedene Structur haben. Man kann wohl diese Niere von der der Bucciniden ableiten, indem man den linken Lappen ganz ausfallen, den rechten aber compacter werden lässt. Perrier will deshalb eine besondere Familie der Concholepadiden innerhalb der Pycnonephridier aufstellen.

Sollte nicht die Vereinfachung in den Beziehungen zum Blut und den entsprechenden Ablagerungen mit der sesshaften Lebensweise der Schnecke zusammenhängen?

Abweichende Formen.

Sie betreffen theils den Mangel einer Nephridialdrüse, theils die Erwerbung eines Ureters. Beide gehen Hand in Hand mit veränderter Biologie. Ich füge schliesslich, aus Rücksicht auf die Blutbeziehungen, die Concrementendrüse von *Cyclostoma* hier ein.

Vorderkiemer mit Ureter.

Paludina. Die alte, vortreffliche Beschreibung Leydig's, die für die Histologie des Nierenepithels noch jetzt massgebend ist, hat allmählich

Digitized by Google

Erweiterungen erfahren; Wolff beschrieb den Renopericardialgang, Perrier bringt endlich die Morphologie auf den modernen Standpunct.

Die Niere bildet ein Tetraeder im Hintergrunde der Mantelhöhle. Die Basis liegt oben in der Decke, von aussen sichtbar; von den anderen Seiten grenzt die eine an die Kiemenhöhle, die zweite ans Pericard, die dritte wird vom Ureter umfasst. Die Niere öffnet sich in seine Höhle mit einer oder mehreren Poren. Er erstreckt sich bis nach vorn um auf einer Papille zwischen Rectum und Genitalpapille — beim Weibchen — zu münden. Es versteht sich von selbst, dass die Leydig'sche Bezeichnung „Wasserbehälter" hinfällig ist, seit die Frage der Wasseraufnahme ins Blut endgiltig aus der Oeconomie der Gastropoden ausgeschieden wurde. Die Versuche, zu diesem Harnleiter Homologa zu finden, dürften als gescheitert zu betrachten sein. Haller's Vergleich mit dem Papillargang von *Haliotis* passt nicht mehr, seit dieser Gang sich als gesonderte linke Niere erwies. Perrier's Parallelisirung mit dem Ureter der Pulmonaten halte ich für richtig, insofern sie eine Analogie bedeutet. Der Grund ist, wie wir sehen werden, der gleiche: denn meiner Meinung kann die Lösung nur in früherem Landleben der *Paludina* gefunden werden (s. u.).

Die Niere selbst besteht aus einem dichten Netzwerke anastomosirender Blätter, etwa wie bei *Neritina* und den Pulmonaten. Nur in der Nähe der Mündung, die in den Harnleiter führt, findet sich eine grössere Höhlung. Von dieser Centralkammer geht auch der kurze Renopericardialgang aus. Die Einmündung in das ausserordentlich weite Pericard befindet sich gleich in der Nähe an der freien Nierenfläche, dicht an der Grenze, wo der Harnleiter beginnt. Wolff möchte sogar eine physiologische Abhängigkeit zwischen den beiden Oeffnungen der Nierenspritze construiren, insofern als Muskelfasern zwischen ihnen herüberwechseln und nun gleichzeitig sphincterartig wirken sollen. Perrier behauptet indess die völlige Unabhängigkeit beider Oeffnungen, nach seinen breiten Erfahrungen.

Der Blutlauf der Niere ist einfach. Wenige Gefässe entstehen aus der Perirectal-Lacune mit gemeinsamem Stamm. Im Innern der Niere bildet sich eine eigene Wand mit ringförmig und schräg verlaufenden Muskelfasern. Die spärlichen Gefässe gehen gleich in Lacunen über, mit zweierlei Bindegewebszellen. Die einen in der Nachbarschaft der Gefässe sind sehr klein, mit minimalem Kern und sternförmigen Ausläufern, von denen einer in der Wand der Lacune verläuft, während die andern sich in der Gefässwand verlieren. Wo die Lacunen weiter werden, vergrössern sich auch die Sternzellen und ihre Kerne. Das Blut sammelt sich endlich in zwei Hauptlacunen an den beiden Nierenrändern. Sie vereinigen sich vorn und gehen in den zuführenden Kiemensinus über.

Die Drüsenzellen der Niere sind alle gleich und von typischer Ausprägung, ohne Wimpern, mit grossen, scharf ausgeprägten Vacuolen und

Digitized by Google

bräunlichen Concretionen darin. Nur in der Urinkammer nach dem Nephrostom zu werden die Zellen mehr cubisch, verlieren die Fähigkeit der Secretion und wimpern. So greifen sie auf den Trichtergang über, den sie ganz ausfüllen.

Eine Nephridial- oder Blutdrüse würde nach dieser Beschreibung zu vermissen sein. Und doch glaubt sie Perrier wiederzufinden in veränderter Lage: nämlich in den verdickten Wänden der Vorkammer. Diese, aussen und innen mit einer Muskellage, hat im übrigen dieselbe Structur wie etwa die Nephridialdrüse von *Littorina:* ein Stroma von sternförmigen Zellen und dazwischen als actives Element die grossen Zellen mit körnigem Protoplasma. Sie häufen sich namentlich am Beginn der Vorkammer, d. h. da, wo bei den übrigen die Nephridialdrüse einsetzen würde. Wenn auch dieses Gewebe nicht direct mit der Vorkammer in Verbindung steht, so doch die Lacune, die es umspült.

Dieser Auffassung widerspricht jetzt Cuénot*), der ihr früher selbst zuneigte. Auch er wollte in der Vorkammerwand sowie in der Kiemenaxe den Ort der Blutzellenbildung finden, hat sich aber jetzt überzeugt, dass die Erneuerung im Blute selbst statt hat. Dafür erklärt er jetzt die Wand des Atriums für ein phagocytäres Organ. Das musculösbindegewebige Stroma ist mit Leuko- bez. Phagocyten dicht erfüllt. Zahlreiche Mitosen deuten auf schnellen Verbrauch und Ersatz. Injicirt man chinesische Tusche oder eine ähnliche körnchenhaltige Flüssigkeit in. die Leibeshöhle, dann findet man nach Verlauf einiger Stunden die Körnchen zum grössten Theil in den Phagocyten der nunmehr entsprechend gefärbten Auricularwand. Die frischen Phagocyten sind neutral oder reagiren schwach sauer.

Valvata. Die Arbeit von Garnault (1395) ist mehr oder weniger durch die von Perrier und Bernard (1343), die in erfreulicher Uebereinstimmung das Object untersuchten, zum Theil corrigirt worden. Wolff (1499) hat auch hier die Nierenspritze selbstständig gefunden.

Die Niere liegt relativ weit zurück zwischen dem Magen und den übrigen Eingeweiden. Aber dieser weite Sack öffnet sich nicht, wie Garnault dachte, durch einen Nierenporus im Hintergrunde der Kiemenhöhle, sondern er schickt zwei Fortsätze weiter nach vorn an der Decke des Athemraums. Der rechte bildet ein blindgeschlossenes Divertikel. Der linke reicht noch weiter nach vorn und öffnet sich an der Basis der Kieme, die ja hier weit vorn liegt; es ist der Ureter. Vom Pericard läuft der Nierentrichter an der Decke des Athemraums, also unter dem Harnleiter hinweg, zum Divertikel. Das Innere von Niere und Divertikel hat ganz einfache Wände ohne Lamellen und Vorsprünge, die nur etwas im Ureter auftreten; höchstens könnte man sagen, das die Scheidewand zwischen dem unmittelbar nebeneinander liegenden Divertikel und

*) L. Cuénot, Remplacement des amibocytes et organe phagocytaire chez la Paludina viripara L. Compt. rend. de l'Ac. des Sciences, Paris. CXXIII. 1896. p. 1078—79.

Digitized by Google

Ureter nach hinten in den Nierensack vorspringt und ihn unvollkommen in zwei gesonderte Räume trennt.

Der einfachen Wandung entspricht auch einfache Blutversorgung. Die Niere ist rings aussen von einem Lacunensystem umgeben, das aus dem Abdominalsinus stammt. Schärfer hebt sich nur ein zuführendes Gefäss heraus vom Magen her; es löst sich nach Perrier bald in die übrigen Lacunen auf. Nach Bernard ist es die Aorta. Das abströmende Nierenblut geht natürlich in die Kieme über.

Im Innern findet sich nur eine Epithelart, jene indifferentere Epithelform vieler Diotocardien, wimpernd, ohne Vacuole, häufig durch und durch mit Concretionen beladen.

Von einer Nephridial- oder Blutdrüse ist nichts bekannt.

Bythinia. Nach Wolff's etwas unklarer Darstellung würde auch *Bithynia* einen Ureter („Wasserbehälter") haben, und zwar auch mit Lamellen im Innern. Unverständlich bleibt nur die Angabe, dass er zwei äussere Mündungen haben soll (1499).

Zu betonen ist jedenfalls, dass der Ureter von *Paludina* schwerlich dem von *Valvata* homolog ist, sondern dass es sich um selbstständige Erwerbungen handelt. Bei *Paludina* liegt er zwischen Rectum und Geschlechtsgang, bei *Valvata* links von beiden.

Vorderkiemer ohne Blut- oder Nephridialdrüse.

Streng genommen könnte man, wie wir eben sahen, *Valvata* mit hierher rechnen. Doch zeigt sie so viel Anklänge an die Diotocardien, dass ich mich mit Perrier darauf beschränke, *Cerithium*, *Vermetus* und *Cyclostoma* in dieser Gruppe zusammenzustellen, unter etwaigem Anschluss der Melanien.

Vermetus. Lacaze-Duthiers' Beschreibung (1423) wurde wieder durch Perrier auf die moderne Höhe gebracht. Die Niere mündet nicht im Grunde der Athemhöhle, sondern ein Stück weiter vorn an der Decke. Der Renopericardialgang erstreckt sich vom Vorderende des Pericards bis nahe zum Nephrostom. Das langgestreckte Organ wird innen in der Nähe des Herzbeutels durch eine Schlinge des Rectums in zwei Lappen getheilt, die indess in keiner Weise eine structurelle oder histologische Scheidung bedeuten. Die Wände haben einen schwammigen Drüsenbelag, soweit sie nicht an andere Organe stossen. Vorn werden mehr gleichförmig polyedrische, hinten mehr gestreckte Maschen gebildet, bedeckt vom typischen Nierenepithel der höheren Monotocardien.

Die zuführenden Gefässe liegen im Innern auf der freien Kante der Lamellen, das abströmende Blut geht nicht in die Kieme, sondern wie bei *Littorina* gleich in die Nierenvene.

Cerithium. Auch hier fehlt jede Spur von einer Nephridialdrüse; ja das Maschenwerk wird noch dichter und drängt sich selbst auf die Wand des Pericards vor. Die Lamellen bilden an der Oberseite dichte

Digitized by Google

Maschen, unten mehr langgestreckte Lamellen, d. h. also, oben sind reichere Anastomosen. Die freie Urinkammer wird damit sehr eingeengt.

Die Blutzufuhr erfolgt gar nicht mehr in gesonderten Gefässen, sondern ist rein lacunär.

Melania, nur unvollkommen durch Perrier bekannt, hat ein fast noch dichteres, schwammförmiges Nierengewebe; die Nierenkammer ist noch mehr reducirt, die Nephridialdrüse fehlt. Der Nierenporus liegt an normaler Stelle im Hintergrunde der Kiemenhöhle.

Cyclostoma. Für die anatomische Beschreibung hat man auf Garnault zurückzugehen, betreffs der Histologie hat ihn Perrier mehrfach corrigirt und die Uebereinstimmung mit den übrigen nachgewiesen. Die Niere liegt als olivengrüner Sack an gewohnter Stelle, der Renopericardialgang beginnt nicht weit vom Nephrostom, das wieder neben dem Pericard liegt. Ein reiches, drüsiges Blätterwerk hängt von der Decke herab. Die Lamellen tragen die gewohnten vesiculösen Drüsenzellen, deren Vacuole mit der Concretion oft ungewöhnlich anschwillt. In der Nähe des Nephrostoms besorgen Wimperzellen die Entleerung. Weitere Complicationen fehlen. Das Blut wird aus dem Abdominalsinus zugeführt, das ausströmende sammelt sich in einem Gefäss, dass sogleich in den Vorhof einmündet; in dieser Hinsicht ganz wie bei *Littorina* (s. o.).

Die Concrementendrüse von *Cyclostoma* (XLI).

Bei der Aehnlichkeit der Cyclostomaniere mit der der Pulmonaten in Bezug auf morphologische und histologische Structur ist die von Barfurth betonte Thatsache von Wichtigkeit, dass die Concretionen von *Cyclostoma* trotz der Aehnlichkeit mit denen der Lungenschnecken keine Harnsäure sind, da sie die Murexidreaction nicht geben. Harnsäureablagerungen finden sich vielmehr in einem anderen Organ, das morphologisch mit dem Nephridium allerdings in gar keinem Zusammenhange steht. Claparède (1376) hat es die Concrementendrüse genannt. Da das Nephridium der Vorderkiemer, wie wir gesehen haben, sich keineswegs auf die Harnbereitung beschränkt, sondern zugleich allerlei blutreinigende oder blutumbildende Functionen übernimmt, so dürfte es angezeigt sein, das Organ, das nach der Annahme seiner Beschreiber ohne jede Analogie und Homologie dasteht, hier anzureihen.*)

Das Organ stellt einen verzweigten Schlauch dar um die Darmwindungen, an der Oberfläche des Mantels unter der Schale. Bei

*) Ich bemerke, dass nach meiner Ansicht Stoffe der Harnsäuregruppe auch bei Lungenschnecken ausserhalb der Niere, im Mesenterium, in der Haut, zur Ablagerung kommen. Bisweilen, namentlich bei *Ostracolethe*, ist auch, soviel ich an dem einzelnen zur Untersuchung stehenden Individuum erkennen kann, eine Art Concrementendrüse entwickelt von derselben Anordnung wie bei *Cyclostoma*. Bei *Pleurobranchus aurantiacus* kommt möglicherweise etwas Aehnliches vor.

Digitized by Google

schwacher Entwickelung erkennt man noch von aussen den Darm, bei starker dagegen breitet sich eine weissgraue Masse undurchsichtig zwischen Niere und Magen aus. Der Schlauch ist durchaus ringsum geschlossen; er verzweigt sich mannigfach. Je mehr Concretionen darin sind, d. h. je weniger durchsichtig er ist, desto länger sind auch die Blindschläuche, so dass also sein Wachsthum mit der Function Hand in Hand geht. Man sieht Blutgefässe an ihn herantreten. Die Concretionen, die sich in ihm ablagern, sind von allerverschiedenster Grösse bis zu 0,3 mm. Die kleinsten sind bloss glänzende Körnchen, andere haben eine geschichtete Hülle darum, noch andere sind durch Verwachsen verschiedener einzelner solcher Concremente entstanden, und um das Ganze ist wieder eine gemeinsame, geschichtete Hülle abgelagert. Der Ort der Entstehung ist leider noch unklar. Garnault giebt zwar zusammenhängende Zellen an, doch weiss man nicht, ob sichs um ein Epithel handelt. Kleinste Concremente sollen ebensogut innerhalb wie ausserhalb der Zellen vorkommen, grössere entweder an den Zellen hängen, oder frei in den Schläuchen liegen.

Die Vermuthung, dass das Organ aus der Vorniere entstanden sein könnte, schwebt vorläufig völlig in der Luft.

Das Merkwürdigste am Ganzen ist nur, dass die Schläuche noch durch und durch erfüllt sind von einer Unsumme von Bacterien, die sich in jedem Falle auf das Leichteste demonstriren lassen, bald stäbchen-, bald mehr kommaförmig, bald mehrere in einer Reihe oder unter einem Winkel hintereinander, bald an einem Ende verdickt, als wenn sich Sporen abschnüren wollten, mit allen Uebergängen zwischen den verschiedenen Formen. Dass es sich um eine Symbiose handelt, scheint gewiss. Aber die Art, wie die Bacterien in das Innere gelangen, ist ebenso unklar als die physiologische Bedeutung. Die Annahme scheint nicht ausgeschlossen, dass sich die Mikroorganismen um die Aufarbeitung der Concretionen verdient und diese der Resorption wieder zugänglich machen.

Ich möchte hier darauf hinweisen, dass Claparède, dessen Arbeit über *Neritina* vor der über *Cyclostoma* erschien, bei der ersteren merkwürdige Angaben macht, die vermuthlich auch auf eine Concrementendrüse abzielen. Klarheit ist nicht entstanden, weil Claparède die wirkliche Niere nicht fand. Wohl aber scheint es, dass hier beiderlei Organe zusammengeworfen werden. (1375 S. 172) „Diese Drüse zeigt je nach den Individuen die verschiedensten Entwickelungsstufen. Bei manchen Exemplaren umhüllt sie nicht nur die ganze untere Fläche des Magens, sondern sie drängt sich noch überall zwischen die Organe, hüllt den ganzen Darm ein und erstreckt sich bis an die Basis der Kieme und in die Nähe des Afters. Bei anderen Individuen beschränkt sich ihr Gebiet auf die Gegend der Cardia und des kammförmigen Organs der Kieme, indem sie Fortsätze zwischen die Zähne des letzteren einschiebt. Bei anderen endlich glückt es nicht, trotz eifrigsten

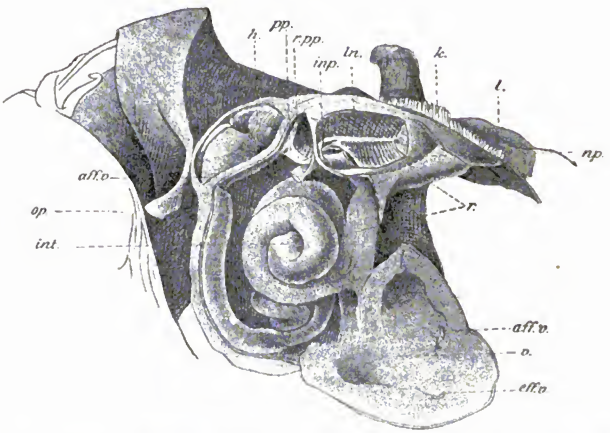
Digitized by Google

Suchens, die geringste Spur der Drüse zu entdecken. Bei auffallendem Lichte erscheint diese räthselhafte Drüse schön milchweiss. Unter dem Mikroskop findet man in den Drüsenschläuchen sehr feine, stark lichtbrechende Körnchen." Mir scheint, dass hier ähnliche Verhältnisse verborgen sind, wie bei *Cyclostoma*.

Die Niere von *Ampullaria*.

Bei *Ampullaria* hat Bouvier eine doppelte Niere beschrieben, eine rechte, lamellare und eine linke, sackförmige, doch ohne Renopericardial-

Fig. 139.



Das Nephridium von *Ampullaria urceus*. Der Mantel ist nach rechts hinübergeschlagen und dann sind Pericard und Nephridium links geöffnet. Das Dach des grösseren hinteren Nierenlappens ist nach rechts hinübergelegt.

aff.v Vas afferens des hinteren Nierenlappens. *eff.v* Vas efferens desselben. *h* Herz. *int* die den Nierenboden sich vorwölbenden Darmwindungen. *inp* innere Nierenöffnung, führt vom hinteren Nierenlappen in den lamellösen vorderen. *k* Kieme. *l* Lunge. *ln* lamellöser vorderer Nierenlappen. *np* Nephrostom oder äussere Nierenöffnung. *op* Operculum. *pp* Pericardialfortsatz, mit dem Renopericardialgang im Innern. *r* Enddarm. *r.pp* Oeffnung des Renopericardialganges. *v* Vascularisirtes Dach des hinteren Nierenlappens. Nach Burne.

gänge. v. Erlanger vermuthete, dass die lamellare der linken Niere der Monotocardien entspräche und einen Nierentrichter haben würde. Zuletzt hat Burne die Sache vorgenommen und ganz eigenartige Verhältnisse gefunden (R. H. Burne, A Reno-pericardiac pore in *Ampullaria urceus* Müll. Proc. malac. soc. of London III. 1898).

Digitized by Google

Die eine, blättrige Niere liegt rechts, gerade da, wo die Niere am nächsten an das Herz herantritt; sie ist dreieckig, mit der Basis nach dem Herzen, mit der Spitze nach rechts und etwas nach vorn. Im Innern hat sie eine Reihe von Lamellen senkrecht zur Längsaxe; sie mündet durch ein schlitzförmiges grösseres Nephrostom in die Mantelhöhle und durch einen kleineren Schlitz in die andere Niere. Diese stellt einen grossen Sack dar, der vorn ans Pericard stösst und sich nach hinten ausdehnt. Auch diese ist excretorisch thätig. Ihr Dach ist dick und sehr gefässreich, ihr Boden dagegen dünn und von den Organen der Leibeshöhle vorgewölbt. Nach aussen öffnet sie sich nicht, ausser durch Vermittelung der anderen Niere. Dagegen hat sie den Renopericardialgang, doch unter besonderen Modificationen. Ein hohler Fortsatz des Pericards springt nach rechts vor, in den Nierensack hinein, gegen die Oeffnung nach der lamellaren Niere zu. Auf ihm liegt die feine Oeffnung des Trichterganges. Es zeigt sich aber, dass nicht der hohle Fortsatz einfach mit dem Trichter identisch ist, denn der Porus führt nicht in das Ende seiner Höhlung, sondern diese reicht noch ein Stückchen weiter nach rechts, um dann blind zu enden. Das Ende des Fortsatzes legt sich endlich als solider Faden an das zuführende Gefäss der sackförmigen Niere. Die blättrige Niere hat keinen eigenen Nierentrichter.

Die rechte Niere erhält nach Bouvier ihr Blut aus dem Venensinus und schickt das abfliessende in die Kieme; umgekehrt gehen die Gefässe der rechten Niere unmittelbar in die Vorkammer über. Die Verhältnisse entsprechen denen von *Haliotis*.

Der Befund ist schwer genug zu deuten. Soll man wirklich beide Nierenabschnitte als rechtes und linkes Nephridium betrachten? Oder erstreckt sich der Trichtergang anfangs weiter nach rechts bis in den lamellaren Abschnitt? Entspricht vielleicht die sackförmige Niere dem sackförmigen Nephridium von *Valvata* (s. o.)? Vorläufig ist eine klare Deutung unmöglich, und die Autoren Bouvier, v. Erlanger, Perrier, schwanken hin und her.

Parasitische Schnecken.

Bei den Schmarotzern verschwindet mit der Bewegungsfähigkeit die Niere schliesslich ganz, ohne dass bis jetzt die Stufenfolge der Rückbildung sich verfolgen liesse.

b. Herz, Pericard und Pericardialdrüse (XLI, XLII).

Die Verhältnisse des Herzens liegen im Ganzen einfach. Eine stets einfache Kammer mit stärkerer Musculatur hat bei den niederen Formen, die danach den Namen haben, zwei Vorkammern, bei den höheren oder den Monotocardien nur eine. Doch fallen die Grenzen nicht mit dem Namen zusammen, und in diesem Sinne wäre die Bezeichnung Scuti-

Digitized by Google

branchien den Diotocardien vorzuziehen. Die Docoglossen scheiden zunächst aus als Heterocardien mit nur einer Vorkammer, ebenso auch die Heliciniden oder terrestrischen Rhipidoglossen. Einen Uebergang stellen die Neritiden dar, mit einem Rest des rechten Atriums. Fraglich bleibt, ob auf der anderen Seite unter den Monotocardien noch solche Reste vorkommen.

Der zweite wesentliche Unterschied betrifft die Umwachsung des Rectums durch die Herzanlagen, oder, wie man gewöhnlich sagt, die Durchbohrung des Ventrikels durch den Enddarm. Auch diese Beziehung geht einigermassen parallel mit der Zahl der Vorkammern. Hier fällt der Schnitt mit Bestimmtheit innerhalb der Diotocardien.

In dritter Linie kommt die Grösse des Herzbeutels und vor allem seine Ausstattung mit Drüsenepithelien, d. h. der von Grobben entdeckten Pericardialdrüse, in Betracht. Die Excretion findet bei den primitiven Formen auf der Oberfläche der Vorkammern statt, bei den höheren rückt sie auf die eigentliche Pericardwand selbst oder verschwindet.

Eine weitere Beziehung bildet die oben geschilderte Verlängerung des Pericards in die Nephridialdrüse hinein. Sie ist keineswegs gleichmässig entwickelt und tritt allmählich erst auf. Es fragt sich, ob nicht die Erneuerung der Blutkörperchen aus Bindegewebszellen auch an anderen Stellen dieses Bezirkes statthaben kann, nämlich in der verdickten Wand der vorderen Aorta, welche Anschwellung sich auch als Aortenbulbus auf die unmittelbare Nachbarschaft beschränken kann.

Die einzige Mündung des Pericards nach aussen geschieht durch den Renopericardialgang zunächst in die Niere, anfangs doppelt, meist einfach.

Schliesslich sind noch die mannigfachen Verschiebungen des Pericards zu beachten, welche meist ihre unmittelbare Abhängigkeit von der allgemeinen Umgestaltung der Körperumrisse erkennen lassen.

Und damit zum Einzelnen!

1. Diotocardia s. Aspidobranchia.

Nach dem Bau des Herzens sondern sich die Docoglossen scharf von den Rhipidoglossen (und Hystrichoglossen); der Unterschied bezieht sich nicht nur auf die Durchbohrung der Herzkammer durch das Rectum, sondern auch auf die Anzahl der Vorhöfe. Man hat die Docoglossen danach von den übrigen Aspidobranchien abgetrennt und sie als Heterocardien den eigentlichen Diotocardien gegenübergestellt, ohne dass indess besonders klare Definitionen möglich wären. Wahrscheinlich zeigt die letztere Gruppe die ursprünglichsten Verhältnisse.

α. Diotocardia s. str.

Die Durchbohrung der Herzkammer scheint allgemein zu sein, ausgenommen die terrestrischen Formen, Heliciniden (und Hydrocaeniden?).

Digitized by Google

Bei diesen scheint auch allein die letzte Spur des rechten Vorhofs verschwunden. Die Pericardialdrüse ist, soweit bekannt, hier fast nur auf die Vorhöfe beschränkt.

Zeugobranchien: Fissurelliden. *Haliotis.*

Der vom Enddarm durchbohrte Ventrikel liegt symmetrisch zwischen den beiden Atrien. Haller fand (1411) bei einer *Fissurella*, bei der Vereinzelung vielleicht nur individuell, einen grossen Aortenbulbus ausserhalb des Pericards, aber diesem unmittelbar anliegend. Als Pericardialdrüse haben die Vorhöfe von *Fissurella* je einen gelappten Hinterrand, doch erstrecken sich die Lappen ein Stück an der Medialseite auf den Vorderrand hinüber. Nach der Abbildung, welche Quoy und Gaimard von *Parmophorus* geben, sind hier die Atrien viel stärker gefranst.

Bei *Haliotis* ist die Pericardialdrüse viel reicher entwickelt. Der dem Darme zugekehrte dorsale Rand der Vorhöfe ist gefranst, indem ihre Wand reiche, dendritisch verästelte Ausstülpungen besitzt. Die Fransen finden sich ebenso am unteren und lateralen Rande der Atrien; sie sind am rechten stärker ausgebildet. Zwischen den Basen der grösseren Ausstülpungen treten wieder kleine, einfache oder wenig verzweigte Divertikel hervor.

Während das Pericard und die Aussenseite des Herzens von einem Plattenepithel bedeckt sind, haben die Lappen und Fransen das charakteristische Epithel der Pericardialdrüse; es besteht aus einzelnen buckelförmig hervorragenden Zellen, die nach Perrier nur auf der Spitze der Vorsprünge sich zu dichterem Verbande ordnen. Die Kerne liegen in verschiedener Höhe; das Plasma ist blass und enthält winzige gelbrothe Excretkörnchen. Das Aussehen wechselt naturgemäss etwas je nach dem Zustande der Vorkammer in Systole oder Diastole.

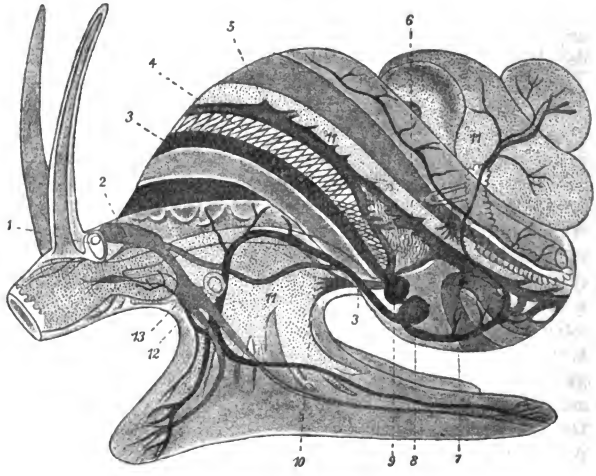
Als Ausscheidungsproducte der Pericardialdrüse kommen wahrscheinlich Wasser und leichtlösliche Abfallstoffe in Betracht.

Für den Bau des Herzens können die alten Angaben, die Leydig für *Paludina* machte, Geltung haben (1434). Haller giebt eine sehr detaillirte Beschreibung. Ein Endothel fehlt; die Kammer hat viel stärkere Muskelwände als die Vorkammern. An den Atrioventricularöffnungen finden sich Klappen, die in das Innere der Kammer vorspringen. Die Muskelfasern sind verzweigt, wie beim Wirbelthierherzen, und anastomosiren. In der Kammerwand wiegen Längsfasern vor. Die Fasern haben reichlich so viel Anklänge an Querstreifung, als im Schlundkopf. Die Differenzirung beruht auch hier auf der Einlagerung feinster, glänzender Körnchen, die in die Primitivfibrillen eingelagert und gleichzeitig in der Querrichtung angeordnet sind. Das Myolemm soll einen weiteren Unterschied abgeben; wellig zusammengeschoben in der Contraction, enthält es eine Anzahl Kerne, die parallel zur Muskelfaser sich lagern; sie sind granulirt bei den Muskeln des Vorhofs, glänzend und ohne Granula bei

Digitized by Google

denen der Kammer. Dazu kommt noch der Umstand, dass zwischen die Fasern des Vorhofs reichlicheres Bindegewebe eingefügt ist, als zwischen die der Kammer. Unter den der Herzwand eingelagerten Nervenzellen unterscheidet Haller tri- bis quadripolare Verbindungszellen, deren Ausläufer entweder mit denen gleicher Zellen verschmelzen oder sich zu anderen, weit grösseren bipolaren Ganglienzellen begeben, die Endzellen heissen. Der eine von ihren Fortsätzen tritt zu einem Muskelkerne, mit dem er sich verbindet. Die Vertheilung in der Herzwand ist eine gleichmässige. Auch sollen die Verbindungszellen keine Zellmembran erkennen lassen, wohl aber die Endzellen.

Fig. 140.



Gefässsystem von *Paludina vivipara*.

1 Auge. *2* Cerebralganglion. *3* abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene). *4* Kieme (Ctenidium). *5* zuführendes Kiemengefäss. *6* Nephridium. *7* Aorta visceralis. *8* Herzkammer. *9* Vorhof. *10* Aorta cephalica. *11* Venöse Sinus. *12* Otocyste. *13* Pedalganglion. Nach Leydig.

Die Trochiden.

Für *Turbo* und *Trochus* sind die Verhältnisse, wie sie zuerst Quoy und Gaimard bei *Turbo marmoratus* beschrieben, inzwischen durch Haller (1407, 1411), Perrier (1463), Grobben (125) bestätigt und erweitert worden. Die vom Rectum durchbohrte Herzkammer liegt jetzt beim Schwund der rechten Kieme quer, der grössere linke Vorhof liegt vor ihr, der kleinere rechte hinter ihr; beide nehmen Gefässe auf (s. u.), beide haben die Fransen und die Structur der Pericardialdrüse.

Digitized by Google

Die Neritiden.

Hier herrschen noch mancherlei Unklarheiten und Widersprüche, die z. Th. in ungenügenden Untersuchungen, z. Th. aber in der Sonderstellung der Familie und der verschiedenen Biologie (vom Meere, Süsswasser und Land) ihren Grund haben mögen. Die früheren Arbeiten von Moquin-Tandon, Claparède und Landsberg an *Neritina fluviatilis* haben bei der Kleinheit des Objectes zu keinem genügenden Ergebniss geführt. Perrier hat dann das Organ von *Nerita peloronta* erörtert, und Haller, der *Nerita ornata* vornahm, bemerkt (1411 S. 137), dass Perrier das Herz von *Nerita* „ziemlich zutreffend beschrieben habe", nur die Abbildung sei mässig. Dieses Urtheil ist aber deshalb so merkwürdig, weil Haller in der Hauptsache zu dem entgegengesetzten Resultat kommt, als Perrier. Nach ihm hat *Nerita* nur eine Vorkammer, nach Perrier aber zwei. Sollen wir sogar innerhalb der einen Gattung solche Verschiedenheiten annehmen?

Uebereinstimmung herrscht in Bezug auf die Lage. Die linke Vorkammer liegt langgestreckt gerade vor der Kammer. Dazu kommt nach Perrier noch eine kleine rechte, die schräg nach hinten sieht, viel kleiner als bei den Trochiden. Auch sie reicht mit ihrer Spitze bis an die Pericardwand, so dass sie ein Gefäss aufzunehmen scheint. Nach Perrier ist die Kammer mit Bestimmtheit vom Rectum durchbohrt, nach Haller lockert sich dieses Verhältniss insofern, als die Kammer den Enddarm an seiner ventralen Seite nur noch mit einigen Muskelfasern umgiebt, so dass er sich leicht herauslösen lässt. — Wollte man darin einen Fortschritt nach den Monotocardien hin erblicken, so würde immer die Schwierigkeit bestehen bleiben, dass der Darm noch durch das Pericard hindurchläuft.

Die Pericardialdrüse drückt sich nach Perrier in der höckerigen Beschaffenheit der Atrienwände aus. Nach Haller sind diese Ausstülpungen auf verschiedene Stellen des Vorhofs beschränkt, mehrere kleinere und eine grössere links, eine grössere dorsal an der Berührungsstelle mit der Kammer, kleine links von der Kammer und auf dem Bulbus arteriosus. Denn es ist schliesslich zu betonen, dass ein solcher, wenn auch nur klein, innerhalb des Pericards entwickelt ist.

β. Docoglossa.

Die Docoglossen scheinen durchweg durch eine auffallende Verschiebung des Herzens nach links gekennzeichnet. Damit hängt eine Reihe von Umwandlungen zusammen.

Der Enddarm geht nicht mehr durch Pericard und Kammer.

Die Renopericardialgänge haben sich, einander parallel nach rechts, lang ausgezogen (s. o.).

Digitized by Google

Die Kammer hat eine andere Lage und Gestalt angenommen; sie ist in die Breite ausgezogen und liegt mit langer Basis der Herzbeutelwand an.

Es ist nur ein Vorhof vorhanden, so dass die Docoglossen keine Diotocardien sind.

In letzterer Hinsicht kann Zweifel bestehen betr. *Propilidium*, wo man bei zwei Kiemen auch zwei Atrien erwarten sollte. Hier fehlt die Untersuchung. Bei den geprüften Formen der Cyclobranchea und Monobranchea hat sich nirgends ein Rest des rechten Vorhofs gefunden; vielmehr herrscht bei beiden Gruppen hohe Uebereinstimmung, bis auf geringe Unterschiede des Umrisses des Vorhofs, da er bei den Monobranchea noch die Kiemenvene aufzunehmen hat.

Patella ist natürlich am häufigsten untersucht worden, von Cuvier, Milne-Edwards, Ray Lankester etc. Massgebend schien die Arbeit von Wegmann insofern, als der an der Herzkammer zwei einander parallel hinziehende, durch ein mit Klappen versehenes Ostium miteinander communicirende Abtheilungen auffand. Haller hat indess gezeigt, dass der zweite Raum nichts anderes ist als die Aorta, und dass der Uebergang zwischen Kammer und Aorta sich ohne Klappenverschluss vollzieht.

Das Pericard liegt mit seinem linken Rande dem linken Vorderende des hufeisenförmigen Schalenmuskels unmittelbar an; sein Umriss ist der eines gleichschenkligen Dreiecks, eben mit der Basis links. Der vordere Schenkel sieht nach der Mantelhöhle, der hintere nach der Eingeweidehöhle zu. Haller giebt an, dass der Umriss des Herzbeutels wechseln könne nach Contractionszuständen; doch sind solche kaum durch die Pericardwand selbst zu ermöglichen und nicht eben wahrscheinlich. Dem hinteren Schenkel liegt in ganzer Länge die Herzkammer an, die ganz ausserordentlich verkürzt und in die Breite gezogen ist; ihr Vorderrand ist sichelförmig, ihr Hinterrand gerade. Das Atrioventricularostium liegt gerade auf der Mitte des Vorderrandes, die Kammeröffnung in die Aorta gerade gegenüber auf der Mitte des Hinterrandes. Die Vorkammer füllt als Dreieck den ganzen vorderen Raum des Pericards aus. Sie nimmt an ihrer vorderen Spitze in weiter Oeffnung das Blut aus der Mantelrandvene auf; ein Stück davon am rechten Rande liegt bei den Monobranchea die Oeffnung für die Kiemenvene; bei den Patellen dagegen findet sich hier eine Anzahl feiner Oeffnungen, um dem entsprechend feinen Gefässnetz am Dache der Athemhöhle Zugang zu gewähren. Differenzen in den Angaben über die Zahl der Oeffnungen erklären sich bei Gefässen, die sich gleich verzweigen, eigentlich von selbst; der eine Beobachter schaut vom Lumen des Herzens tiefer in die Gefässlumina hinein als der andere und meldet daher mehr Pori.

Eine Unsicherheit besteht nur noch bei *Acmaea*. Hier lässt Willcox nicht eine einheitliche Aorta aus der Mitte der Herzkammer entstehen,

Digitized by Google

sondern zwei Gefässe aus den beiden entgegengesetzten Zipfeln, vorn die Aorta, hinten die Genitalarterie. Diese Beschreibung würde mit den Verhältnissen der anderen Formen übereinstimmen unter der Annahme, dass Willcox den Aortenanfang gar nicht von der Kammer getrennt und daher mit zu ihr gerechnet hat. Es wird zu untersuchen sein, ob sich's um wirkliche Verschmelzung oder um einen Irrthum handelt.

Die histologischen Angaben von Wegmann, Haller, Willcox stimmen völlig mit denen bei den Rhipidoglossen überein in Bezug auf Muskel- und Bindegewebsnetz der dünnen Vorhofswand, die derben Längsmuskeln in der Kammer und die beginnende Querstreifung der Elemente. Nur den Verlauf der Ventrikelmuskeln beschreibt Haller näher. Das Atrio-Ventricularostium ist oval, bez. schlitzförmig, mit zwei nach der Kammer zu sich öffnenden Klappen. Diese sind von einem ovalen Ring umgeben, der aus dichtem Muskelfilz gebildet wird. Von den beiden Enden der Herzkammer strebt nun je ein kräftiger Längsmuskelzug zu dem Ringe, also im vorderen Kammerumfange. Jeder der beiden Muskelzüge besteht aus einer Anzahl von Bündeln, die fächerartig von dem Kammerende nach dem Ostium zu auseinanderstrahlen. Es fassen also gerade die mittleren Bündel von beiden Seiten her an dem Schlitz an und ziehen ihn in die Länge, während die übrigen sich zu seinen Seiten kreuzen müssen.

Ueber die Pericardialdrüse macht Perrier die Angabe, sie sei fast rudimentär. Einige Kerne bemerkt man im Ueberzug des Atriums, ohne Besonderheit.

Nach dem allen entspricht das Herz der Docoglossen als solches ganz dem der Monotocardien, mit der Ausnahme doppelter Blutzufuhr zur Vorkammer Wegmann's Bezeichnung als Heterocardia kann man nur noch in Rücksicht auf die doppelten Renopericardialgänge der Cyclobranchien rechtfertigen und zur Noth beibehalten.

2. Monotocardia.

Bei ihnen herrscht in Bezug auf die Einheit von Kammer, Vorkammer und Nierentrichter fast völlige Uebereinstimmung, und die Histologie der Herzwände harmonirt mit der bei den Diotocardien. Differenzen finden sich nur bezüglich der Reste eines zweiten Vorhofs und der Pericardialdrüse, die in Rückbildung begriffen und im Allgemeinen verschwunden sind, sowie bez. der Grösse des Pericards. Die Differenzen betreffen meist jene Formen, die in ihrer Biologie und in der Niere Abweichungen zeigten. Und wenn man auch wirklich die Abweichungen zumeist mit der verschiedenen Lebensweise in Beziehung bringen wird, so fragt sich's sicherlich, ob nicht ausgedehntere Untersuchungen den Kreis der Variationen erweitern würden.

Selbstverständlich ist da, wo Verkürzung des Körpers allerlei Verschiebungen und Verlagerungen verlangt, das Herz in Mitleidenschaft

Digitized by Google

gezogen. Doch werden dadurch nur Umrisse und Axenstellung ohne tiefere Veränderungen beeinflusst, bei Naticiden, Cypraeiden, Calyptraeiden u. dgl.

Das Pericard ist besonders weit bei *Cypraea* nach Haller, doch so, dass es vom Vorhof in Diastole ganz ausgefüllt wird, bei *Paludina* aber geht es über dieses Mass weit hinaus, so dass Leydig in der Deutung des rings zwischen andere Organe eingelagerten Raumes schwanken konnte.

Bei *Cypraea testudinaria* fand Haller den Rest eines rechten Vorhofes, ohne dass der Befund an anderen Arten bestätigt wäre. Das Auffallendste ist, dass zwar das Gebilde keine andere Communication mehr haben soll, als mit dem Ventrikel, dass also kein Gefäss mehr hereinführt, dass aber trotzdem noch Functionsfähigkeit, bez. Systole und Diastole, bestehen soll. Durch Klappen ist der kleine, kugelige, dünnwandige Auswuchs nicht mehr abgeschlossen gegen die Kammer, wohl aber hat er seine Musculatur behalten.

Pericardialdrüsen werden angegeben von Perrier für *Valvata*, *Paludina*, *Littorina*, *Cyclostoma*, für letzteres vorher von Garnault, von Haller für *Crepidula fornicata* (1410 III). Doch scheint sich die mit einem Wimperepithel ausgekleidete feine Verlängerung des Pericards vielmehr auf die Nephridial- oder Blutdrüse zu beziehen, die Haller nicht kennt. Dass bei *Paludina* diese Drüse auf den Vorhof selbst übergetreten ist, wurde oben angeführt.

Valvata ist die einzige Form, die noch die Pericardialdrüse der Rhipidoglossen hat, nämlich auf dem Vorhof. Dessen Epithel besteht aus ganz auffallend langen, klaren Zellen, mit distalem Kern.

Auch *Paludina*, bei denen übrigens Kammer und Vorkammer durch einen gefässartig verengten Stiel voneinander getrennt sind, sollen sowohl Kammer wie Vorkammer in den noch nicht ganz abgeplatteten Zellen letzte Reste der Drüse zeigen.

Anders *Littorina* und *Cyclostoma*. Hier hat das Herz selbst das normale, flache Plattenepithel, und die Pericardialdrüse ist auf die eigentliche Pericardwand übergetreten. Immerhin lohnt die Bemerkung, dass Perrier's Schilderung der Drüsenthätigkeit hier ganz andere Excretion bedeutet, als nach Grobben bei den Rhipidoglossen (s. o.). Denn wir sehen hier die Zellen in derselben regen Abscheidung begriffen, wie in der Niere: der Kern basal, anfangs die Zelle klein und zwischen den Nachbarn verborgen, dann mit Excretkörnchen am distalen Ende, Häufung der Körnchen in einer Vacuole, schliesslich Abstossung dieser Vacuole; es werden also geformte Stoffe entleert. — —

Digitized by Google

Ueber die Bedeutung der verschiedenen Excretionsorgane.

Vor dem Versuche, die verschiedenen Abschnitte des excretorischen Apparates und ihren möglichen Zusammenhang zu erörtern, ist noch der Bemühungen Cuénot's zu gedenken, durch das physiologische Experiment der Lösung näher zu kommen. Die Versuche gehen von Kowalevsky aus, der von Prosobranchien *Fissurella* und *Haliotis* vornahm; einiger Anwendungen, die Pelseneer machte, ist schon gedacht worden. Cuénot ist am ausführlichsten vorgegangen. Er hat die mannigfachsten Farbstoffe injicirt und gesehen, wo sie zur Ausscheidung gebracht wurden, namentlich ist er schliesslich bei Indigcarmin und bei ammoniakalischem Carmin stehen geblieben, mit denen Kowalevsky zuerst operirte. Wenn er nun auch damit gewisse Erfolge erzielte, insofern als Zellen von saurer Reaction den ersten Stoff, solche von alkalischer den zweiten aufnahmen, so muss er sich leider selbst gegen die Unterstellung verwahren, als wenn dadurch eine bestimmte Regel für die Homologien sich ableiten liesse; denn es giebt z. B. Zellen, welche Harnsäure abscheiden und sich gegen den Indigcarmin ablehnend verhalten, während die meisten mit Harnsäure ihn aufnehmen. Auch Cuénot legt beinahe noch mehr Gewicht auf die histologische Analyse, indem er der Niere eines höheren Vorderkiemers eine dreifache excretorische Function zuschreibt, von dem Flimmerepithel der Nephridialdrüse, von den eigentlichen vesiculösen Nierenzellen und von den Wimperzellen auf der Criste der Nierenlamellen. Seine Injectionsversuche beziehen sich auf *Patella*, *Fissurella*, *Haliotis*, *Trochus*, — *Paludina*, *Cyclostoma*, *Calyptraea*, *Lamellaria*, — *Buccinum*, *Nassa*, *Murex*, *Purpura*, also möglichst vielseitig, sie führen gerade hier zu klaren Ergebnissen.

Bei *Patella* eliminiren beide Nieren, ihrem gleichen Epithel entsprechend, den Indigo, bei *Haliotis* und *Trochus* nur die rechte, während die linke oder der Papillarsack auf Carmin reagirt, wenn auch nur mässig viel davon aufnimmt. Bei *Paludina* und *Cyclostoma* scheiden die eigentlichen Nierenzellen Indigo und Fuchsin ab, die Wimperzellen dagegen Carmin und Lackmus; unter den Stenoglossen sind bei *Buccinum* und *Nassa* die Carminzellen fast alle an der Basis der Lamellen localisirt, bei *Purpura* und *Murex* stehen sie zwischen den Indigozellen. Das Epithel der Nephridialdrüse nimmt bei *Buccinum* an der Carminabscheidung theil, bei den anderen nicht.

Ausser der Niere wirkt auch das Bindegewebe excretorisch, und zwar scheiden die Leydig'schen oder Plasmazellen in ihren Vacuolen regelmässig Carmin ab, bei *Paludina* aber auch Indigo, letzteren bisweilen in Krystallen. Man findet auch in der Regel (ohne Injection) verschiedene Abscheidungen darin, vermuthlich auch Hippursäure: die Bindegewebszellen, die Kalk enthalten, zeigen Vorliebe für Carmin.

Digitized by Google

Dazu kommt noch als Excretionswerkzeug die Leber, in der ausser den üblichen, oben angeführten Epithelien in manchen Fällen eine dritte Art von Zellen nachgewiesen ist, die in einer Vacuole deutliche Excretionen enthalten, so von Barfurth bei *Cyclostoma*, von Cuénot u. a.

Für die Pericardialdrüse konnte Cuénot durch seine Experimente keinen Beweis ableiten, dass sie excretorisch sei. Sollte sich die Thatsache bestätigen, dann müsste man wohl auch den Namen fallen lassen, wofür zunächst allerdings kein Zwang vorliegt.

Somit scheinen bis jetzt bei den ganz ausserordentlich vielseitigen Wegen, auf denen sich der Körper der Vorderkiemer der Abfallstoffe aus seinem Blute entledigt, ausser den mancherlei Hautdrüsen etwa die folgenden in Betracht zu kommen, wobei freilich die Function vielfach noch ganz dunkel ist:

Ausscheidungsorgane im Allgemeinen.

Die Leber mancher Prosobranchien, namentlich von *Cyclostoma*.

Das ist um so weniger auffallend, als wir jetzt so wie so schon den Chymus in die Leber eintreten sehen, so dass hier die Bildung der Fäcalien beginnt.

Die Concrementendrüse von *Cyclostoma*.

Die Pericardialdrüse, anfangs auf dem Vorhof, vielleicht auch auf der Herzkammer, später noch vereinzelt an der Herzbeutelwand, mag sie nun bloss Wasser, oder auch noch Stickstoffproducte abführen.

Die Plasmazellen des Bindegewebes.

Die Nephridien, einschliesslich der Analdrüse.

In der Niere kommen in Betracht: Anfangs gleichmässige Zellen, ohne Vacuolen, mit Excretionskörnchen im Plasma; später solche mit Vacuolen, Wimperzellen auf den freien Rändern der Lamellen, und das Epithel aus der Nephridialdrüse.

Bei Ausbildung eines Papillarsackes die Ablagerung subepithelialer Albuminoidkrystalle.

Sicher ist, dass vom Pericard aus ein Flüssigkeitsstrom durch den Renopericardialgang in die Niere und von da nach aussen führt.

Blutbildende, globuligene Organe.

Blutzellen und Bindegewebe gehen auf dasselbe embryonale Element zurück, auf das indifferente Bindegewebe. Es fragt sich aber, ob und wieweit auch während des postembryonalen Lebens eine Ergänzung von Blutzellen vom Bindegewebe aus statthaben kann und nothwendig ist. Bis jetzt dürfte den Blutzellen keine andere Function zukommen, als phagocytäre Ausscheidung; denn ob und wieviele Lymphzellen zu Gewebsneubildungen verbraucht werden, ist eine durchaus dunkle Frage. Aber auch der Verlauf der phagocytären Function ist durchaus nicht genügend verfolgt. Bleiben die mit Fremdkörperchen beladenen Blutzellen im

Digitized by Google

phagocytären Organ liegen, wo wir sie unter dem Mikroskop nachweisen, oder gehen sie weiter nach aussen, dem Harn beigemischt? Die Frage ist dieselbe, wie die nach der Bedeutung der mancherlei Ablagerungen im Bindegewebe, Concremente, Kalk, Harnsäure, Albuminkrystalloide. Handelt sich's ferner beim Experiment nur um einen einmaligen pathologischen Vorgang, um eine Art Eiterabstossung, oder um einen durch fortlaufende verwandte Vorgänge eröffneten Weg? Die Regelmässigkeit der Reaction spricht für den letzteren. Aber die Blutbildung und Ausscheidung gehören bei den Vorderkiemern, deren Respiration nirgends an Blutzellen gebunden ist, zusammen.

Unbestritten ist wohl bis jetzt die Nephridialdrüse.

Die Vorhofwand von *Paludina* ist dagegen nach Perrier blutkörperbildend, nach Cuénot phagocytär. Die Erzeugung neuer Blutkörperchen geschieht hier nach Cuénot im Blute selbst.

Bei *Cyclostoma* findet Garnault die Aortenwand durch Bindegewebe verstärkt, worin man so gut wie in einigen anderen Fällen (s. u.) den Sitz für Blutkörperbildung erblicken kann.

Neuerdings glaubt Tobler eine ähnliche Stelle gefunden zu haben bei *Parmophorus* in den Falten an der Decke des Vorderdarms, im Bereiche der Buccal- und Schlundtaschen. Doch geht er nicht über Andeutungen hinaus.

Homologie der Nephridien.

Der starke Wechsel in der Ausbildung der Nieren und der jeweilige Stand der Kenntnisse hat zu wesentlich verschiedener Deutung der morphologischen Beziehungen geführt, und es ist bisher keineswegs Klarheit erzielt worden.

Die Thatsache, dass die linke Niere bei den meisten Rhipidoglossen kleiner ist als die rechte und dazu des Renopericardialgangs entbehrt, brachte Haller zu der Ansicht, das eine Nephridium der höheren Vorderkiemer entspräche der rechten Niere der Diotocardien. Er sucht durch Constructionen die Verschiebung des Nierenporus und die Verlagerung des ganzen Organs plausibel zu machen. Doch theilt man seine Anschauung nicht mehr.

R. Perrier hat gefolgert, die eine Niere der Monotocardien sei durch die Verschmelzung der beiden ursprünglichen Organe zu Stande gekommen; dabei enstspräche das Epithel in den Säckchen und Nischen der Nephridialdrüse der linken Niere. In der That erhält die Auffassung etwas Bestechendes, wenn man etwa von den Docoglossen bez. den Patellen ausgeht, mit der Verschiebung des Herzens nach links und der linken Niere nach rechts, fast schon bis zur Anlagerung an die rechte. Der Schluss liesse sich mit Perrier noch durch den Hinweis darauf stützen, dass die Nephridialdrüse subepithelial ebensolche Eiweisskrystallablagerungen enthalten kann, wie der Papillarsack oder die linke Niere von *Haliotis* (s. o.).

Digitized by Google

Am meisten Anklang hat indess die dritte Theorie gefunden, die von Erlanger ontogenetisch gestützt wird. Danach ist einfach die bleibende Niere die linke, die rechte ist verloren gegangen. Man muss eben zur Vergleichung der fertigen Verhältnisse mehr von *Pleurotomaria* ausgehen, als von *Haliotis* etwa. Die rechte Niere soll zum Geschlechtsgang geworden sein (s. u.).

Es bleibt indess nicht ausgeschlossen, dass ein Rest der rechten Niere sich bei einer Anzahl von Arten (s. o.) in der Analdrüse erhalten hat. Freilich würde der Hinblick auf die Cephalopoden störend sein, denn man will doch den Tintenbeutel mit der Analdrüse homologisiren, bei doppelten Nieren. Hier muss künftig die Ontogenie eintreten.

Bei *Ampullaria* kann man bisher schwerlich entscheiden, ob das complicirte Organ durch Verschmelzung aus zweien entstanden ist oder nicht. Wahrscheinlich genug ist die Annahme; dann würde der blättrige Abschnitt der rechten entsprechen, der weite mit glatten Wänden der linken, und nicht umgekehrt, wie v. Erlanger wollte.

Ursprüngliche Form der Nephridien.

Ueber die anfängliche Form der Niere gehen die Ansichten ein wenig auseinander. Alle die, welche als gemeinsamen Ausgangspunct ein *Prorhipidoglossum* zu construiren sich berufen fühlten, zeichnen die Nephridien als einfache Schläuche oder Gänge vom Pericard nach aussen, mehr oder weniger erweitert. Haller hat umgekehrt geglaubt, der morphologischen Ableitung ein verzweigtes Organ zu Grunde legen zu sollen, die verzweigte, „acinöse“ Niere der Fissurellen. Es scheint, dass die ersteren mit ihrer Construction Recht behalten. Denn das wenigstens lässt sich leicht zeigen, dass die echte Niere, sofern sie Stickstoffverbindungen ausführt, hier (immer?) unter der Form von Harnsäure, von der Muskelthätigkeit in erster Linie abhängig ist. Bei den Schnecken, die in der Brandung mehr oder weniger sesshaft werden, nicht durch Festwachsen, wie *Vermetus*, sondern durch unausgesetzte Muskelanstrengung und Muskelvergrösserung, die also bald den compacten Gehäusemuskel gewaltig verstärken, wie *Haliotis*, bald die flache Schale ringsum durch einen hufeisenförmigen Schalenmuskel festsaugen, wie die Docoglossen und Fissurelliden, — da folgt einfach die Niere in ihren Umrissen dem Muskel, woraus sich nunmehr jene mannigfachen abweichenden Formen erklären. Sie beruhen, soweit sie übereinstimmen, in der Hauptsache auf Convergenz.

Diese morphologisch-physiologische Ableitung gilt aber in erster Linie auch für die Polyplacophoren, bei denen die Niere mit ihren Aesten geradezu der Musculatur nachgeht. Die Organisation steht bei diesen Thieren noch nicht hoch genug, um dem Blute allein die Regu-

Digitized by Google

lirung der Abfuhr an bestimmten Abladeplätzen zu übertragen. Die grossen Unterschiede in der Blutversorgung selbst nahe verwandter Gattungen legen genügend Zeugniss ab.

Ueber die anfängliche Form der Nierenöffnung lässt sich gleichfalls streiten. Während die höheren Prosobranchien eine einfache Spalte als Porus haben, finden wir bei Diotocardien eine musculöse, d. h. vermuthlich erigirbare oder verlängerbare Papille, bei *Valvata* und *Paludina* aber einen bis weit nach vorn reichenden Harnleiter. Diese Ausnahmen und Abänderungen bleiben räthselhaft, solange wir nicht eine ganz neue Annahme machen über die Herleitung unserer Thiere, eine Annahme, die im nächsten Abschnitt weiter begründet werden soll; sie verschiebt den Ursprung der Gastropoden und der Wirbelthiere nicht nur in die Gezeitenzone, wie ich's früher im Gegensatze zu den Lehrbüchern vortrug, sondern auf's Land. Jene Nierenpapillen und Harnleiter werden damit Organe, um den Harn nicht aus der Kiemenhöhle, sondern aus der Lungenhöhle hinaus zu befördern. Sie können verschwinden, wenn das Wasser die Ausspülung übernimmt.

c. Die Circulationsorgane (XL, XLI, XLII).

Das Herz ist zur Genüge besprochen.

Seitdem die Arbeiten von Milne-Edwards die Grundlagen der Blutcirculation klargelegt haben, ist wohl im Einzelnen vieles dazu gekommen, aber doch ohne an der Gesammtauffassung zu rütteln. Noch immer ist die Arbeit von Leydig über *Paludina* massgebend geblieben. Die wichtigsten Zuthaten betreffen die Athmungswerkzeuge und die Niere, auch wohl den Pharynx. Demgemäss kommen die oft genannten Autoren Lacaze-Duthiers, Haller, R. Perrier, Bernard, Wegmann, Boutan, Garnault, Pelseneer, Amaudrut in erster Linie wieder in Betracht. Haller und Wegmann verdanken wir gute Uebersichtsbilder für *Acmaea* und *Haliotis*.

Der Kreislauf bleibt in doppelter Hinsicht unvollkommen. Erstens ist er nicht geschlossen, sondern oft auf gröbere oder feinere Gewebslücken oder Lacunen angewiesen, und zweitens kommt es oft genug vor, dass ein Theil des Blutes, das im Körper gearbeitet hat und venös geworden ist, dem Herzen wieder zugeführt wird, ohne durch das Athemorgan zu gehen.

Die grossen Abweichungen, die wir in letzterer Hinsicht antreffen, hängen vermuthlich zusammen mit einer wesentlichen Umgestaltung, die sich nothwendig macht in unseren Anschauungen über das Zustandekommen der Athemhöhle, ja über die Entstehung der Gastropoden und der Weichthiere überhaupt. Sie hängt wieder ab von der Umwälzung, welche unsere morphologischen Ansichten erfahren müssen in Bezug auf die Ausgestaltung der Stammbäume auf geographischer Grundlage. Wir

Digitized by Google

können der Theorie von den Schwingungspolen, Ecuador und Sumatra, und von der Pendulation nicht mehr entrathen.*)

Ich gehe von den Pleurotomarien aus. Ihre Radula wurde oben als die ursprünglichste bezeichnet.

Damit stimmt der Bau der paarigen Kiemen. Sie entbehren noch der hinteren Verlängerung und entsprechen bloss den freien distalen Kiemenhälften der Rhipidoglossen, also jenem Zustand, den man allgemein nach theoretischer Construction den Prorhipidoglossen zugeschrieben hat, nur natürlich in der durch die Aufwindung gegebenen, nach vorn verschobenen Lage.

Um so auffallender sind daher die widersprechenden Angaben von Bouvier und Fischer einerseits, von Martin Woodward andererseits über die übrige Ausbildung des Mantelhöhlendaches bei den verschiedenen Arten. Woodward fand bei der von ihm untersuchten Species den Bau einer gewöhnlichen Schleimdrüse. Bouvier und Fischer dagegen hatten eine Fläche vor sich mit einem Gefässnetz, das sich in nichts von dem Gefässbaum in einer Helixlunge unterschied. Das venöse Blut wird theils in diesen Gefässen, theils in den Kiemen oxydirt und zusammen den Herzvorkammern zugeleitet. Hescheler geht über diesen Punct leicht hinweg, indem er einfach an eine gewisse Aehnlichkeit in dem Relief eines Lungengefässbaumes mit dem mancher Hypobranchialdrüsen erinnert; er nimmt also die Beschreibung von Bouvier und Fischer schlechtweg als die einer Hypobranchialdrüse. Wenn man aber an die grosse Vertrautheit Bouvier's mit der Gastropodenanatomie, an seine Abbildungen der Mantelorgane von Prosobranchien denkt, dann wird man glauben müssen, dass die besondere Betonung des Unterschiedes, die genaue Beschreibung des Gefässverlaufes und die accentuirte Vergleichung mit einer Pulmonatenlunge ganz scharf dem wahren Sachverhalt entspricht. Die naturgemässe Deutung kann daher nur die sein: *Pleurotomaria* hat auf dem Lande gelebt, sie hat eine Lunge gehabt, und sie hat diese Lunge bei der Rückwanderung ins Wasser mitgenommen und bewahrt; nicht alle Arten, aber die eine, die Bouvier beschrieb. Bei der anderen ist eine Hypobranchialdrüse aus ihr geworden.

Ich glaube, es ist nicht schwer, die scheinbare Anomalie, die darin liegt, dass diese ursprünglichsten Schnecken ihre paarigen, noch kurzen Kiemen, die Prorhipidoglossen-Ctenidien, sich bewahrten, zu erklären. Die Baumneritinen, welche in der feuchten Tropenluft mit ihrer Kieme auf dem Lande athmen, liefern den Schlüssel. Man hat nur anzunehmen, dass die Pleurotomarien noch länger in solchen Verhältnissen lebten, um die Ausbildung des Gefässnetzes zu verstehen. Es entspricht dem gleichen

*) Paul Reibisch, Ein Gestaltungsprincip der Erde. 27. Jahresber. des Ver. f. Erdkunde zu Dresden. 1901. — Simroth, Ueber die wahre Bedeutung der Erde in der Biologie. Ostwald's Annalen für Naturphilosophie. I. 1902. — Simroth, Ueber Gebiete continuirlichen Lebens und über die Entstehung der Gastropoden. Biolog. Centralblatt. XXII. 1902.

Digitized by Google

an der Decke der Kiemenhöhle von Landkrabben, das Semper betonte. Den ältesten Formen genügten bei ihrer terrestrischen Lebensweise die kleinen Kiemen nicht. Ja noch schärfer. Die ersten Kiemen existirten überhaupt nicht vor der Lunge. Auch das Prorhipidoglossum muss in der üblichen Form gestrichen werden; der Anfang ist überhaupt keine Kieme, sondern eine Lunge. Die Kiemen sind nach der Rückwanderung ins Wasser zuerst als Randkiemen erworben. Ebenso stellen die Baumneritinen Formen dar, die ihre Kieme nach der Rückwanderung vom Land ins Wasser erst erwarben, so gut wie *Trochus* u. s. w., die aber von dem alten Stock der Diotocardien, mit den Helicinen zusammen, bei einer anderen Schwingungsphase der Erdaxe wieder aufs Land gingen. Die Helicinen verbreiteten sich weiter und verloren vermuthlich die im Wasser erworbene Kieme, die Landneritinen aber blieben am feuchten Ostpol und benutzten sie auf dem Lande, so gut wie andere ihre Lunge, nach dem Gesetz, nach welchem der osmotische Druck in Luft und Wasser derselbe ist — sofern nur die Athemmembran gleichmässig feucht bleibt.

Damit scheint mir endlich auch ein Problem gelöst, welches von jeher viel Kopfzerbrechen gemacht hat, die Athmung der Ampullarien, mit ihrer wunderlichen Mantelhöhle, die aus zwei Stockwerken besteht, mit einem Loch in der Scheidewand, das untere mit einer Kieme und mit Wasser gefüllt, das obere lufthaltig als Lunge. Ich habe mich in meiner „Entstehung der Landthiere" einfach einer Inconsequenz schuldig gemacht, als ich dieses Respirationsorgan, das freie Luft athmet, im Wasser entstehen liess, anstatt wie die übrigen, die Wirbelthierlunge, die Schwimmblase der Fische, die Tracheen der Gliederthiere, auf dem Lande; daher blieb hier immer eine Unklarheit. Die Ampullarien haben ihre Mantelhöhle auf dem Lande ausgebildet, mit einer Kieme, die von aquatilen Vorfahren stammte und mit einem respiratorischen Lungengefässnetz. Der Unterschied von den Pleurotomarien ist — von der anderen Wurzel, aus der sie entsprossen, abgesehen (Monotocardien statt Diotocardien) — nur der, dass sie ins Süsswasser zurückwanderten und nicht, wie die Pleurotomarien, ins Meer. Im Meer war keine Gelegenheit, Luft in die Athemhöhle einzuführen, und die ganze Athemhöhle wurde dem Wasser dargeboten; im Süsswasser blieb immer Gelegenheit, entweder für gewöhnlich an der ruhigen Oberfläche, oder namentlich in trockneren Zeiten, wenn nur noch ein feuchter Schlamm vorhanden war, auch Luft einzunehmen. Sie sammelte sich an der Decke der Kiemenhöhle; um sie besser auszunutzen, wurde die Stelle abgegrenzt, indem rings eine Scheidewand vorsprang. Man kann auch sagen, dass sich die seitliche Wand rings vordrängte, um auch die Unterseite der Luftblase auszunutzen. Wem die Luftmenge zu wenig scheint, um eine solche Wirkung zu veranlassen, der bedenke einmal, dass alle Lungenvorsprünge in ähnlicher Weise entstanden, der nehme zweitens den ausserordentlich geringen Luftverbrauch, den Künkel bei *Limax variegatus*

Digitized by Google

nachwies, nämlich nur 0,36 ccm Luft pro 1 ccm Körpermasse und Stunde. Schwerlich wird die Athemhöhle der Ampullarien nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse eine naturgemässere Lösung finden.

Unter denselben Gesichtspunct gehört aber auch *Valvata* mit ihrer randständigen Kieme, zu der der fühlerartige Mantelfortsatz den Partner bildet. Auch diese Kieme ist erworben, als Anhängsel einer früheren Lungenhöhle.

Am auffälligsten aber ist die Thatsache, dass auch die Patellen im Dach ihrer Mantelhöhle ein feines lacunäres Blutgefässnetz haben, das noch zur Athmung dienen soll. Auch hier haben wir, da sonst derartiges bei Vorderkiemern als Neuerwerbung nicht weiter vorkommt, den Rest eines alten Lungengefässnetzes vor uns. Damit dürften auch vielleicht die Papillen, die gewöhnlich als Kiemenreste gedeutet werden, die ersten Anfänge von Kiemen sein, die nicht weiter ausgebildet wurden, weil der Mantelrand sich mit zur Respiration anschickte. Die Nackenkieme der Monobranchen ist die weitere Stufe. Hier bleibt freilich der Beweis, dass es sich bei den Cyclobranchen nicht um Rückbildung handelt, schwierig.

1. Bau der Kieme.

Ich füge hier zunächst die feinere Structur der Kieme ein.

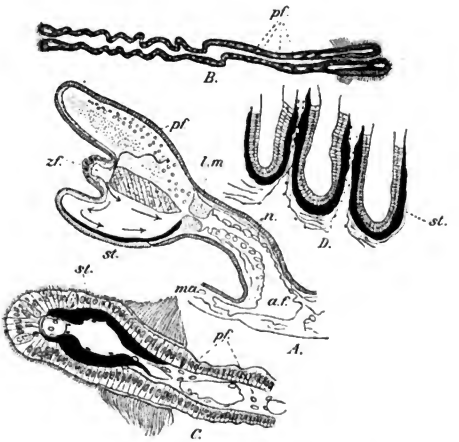
Der Bau der Ctenidien ist nach Bernard viel einfacher, als früher angenommen wurde. Man kann sich die flachen, dreieckigen Lamellen wie eine dreieckige Tüte vorstellen, deren Oeffnung die Basis darstellt. Sie ist gebildet aus einer einfachen Epithelschicht mit einer Basalmembran und Bindegewebe. Dazu kommen massenhafte Querpfeiler, welche die beiden Hauptblätter verbinden. Sie stehen am dichtesten in der Mitte der Basis und werden immer spärlicher nach den freien Rändern zu, so dass unter der freien Kante eine fortlaufende Lacune bleibt, die auf der einen Seite das zuführende, auf der anderen Seite das abführende Gefäss darstellt. Die Spalträume zwischen den Querpfeilern ergeben den feinern Austausch zur Respiration und wurden früher als die Kiemencapillaren betrachtet.

Die Basalmembran schwillt besonders im Umfang des zu- und abführenden Gefässes an, wo sie namentlich bei dem abführenden eine starke, structurlose Platte, eine Stützmembran bildet, die wieder nach der freien Kante zu etwas verdünnt ist. Das Gerüst, das durch diese Membranverdickung gebildet wird, findet sich genau so an dem abführenden Gefäss in der Rhachis der gefiederten Kieme der Diotocardien. Ein Unterschied liegt nur darin, dass hier das Gerüst nach dem Lumen des Gefässes zu von einer Schicht grösserer Zellen unterlagert wird, bei den Monotocardien dagegen nicht. Hier finden sich bloss sternförmige Bindegewebszellen, wie sie die Grundlage der Kieme schlechthin ausmachen. Die Differenz hat nichts zu sagen bei der verschiedenen Form der

Digitized by Google

Bindegewebselemente. In dem einen Falle wird die Basalmembran eben von sternförmigen, im andern Falle von grösseren rundlichen Zellen abgeschieden. Die Verdickung der Basalmembran macht sich noch insofern geltend, als sie den Austausch zwischen Blut und Epithel erschwert. Daher steht auf der verdickten Stelle ein einfaches Epithel aus niedrig cylindrischen, einander gleichen Zellen. Alle übrigen Theile der Kiemenlamelle sind von einem höheren Epithel bedeckt mit eingelagerten Schleim- oder Becherzellen. Die Querpfeiler bestehen aus kurzen Muskel-

Fig. 141.



Ctenidium von *Pleurotomaria Beyrichi*.

A Querschnitt durch die Kieme (Rhachis mit zwei Blättern). *B* Querschnitt durch zwei Kiemenblättchen. *C* Der zuführende Abschnitt eines solchen stärker vergr. *D* Querschnitt durch die Kiemenblättchen auf der Seite des zuführenden Gefässes. *af* Abführendes Kiemengefäss. *lm* Längsmusculatur. *ma* Mantel. *n* Nervenlager. *pf* Stützpfeiler im Kiemenblättchen. *st* Stützendes Kiemenstäbchen auf der Seite des zuführenden Gefässes. *zf* Zuführendes Kiemengefäss.
Nach W. Woodward.

fasern, bald einer, bald mehreren zusammen, deren verzweigte Enden beiderseits in der Basalmembran wurzeln. Es lässt sich zeigen, dass sie in manchen Lamellen derselben Kieme verkürzt, in andern erschlafft sind, womit natürlich die Weite der Bluträume wechselt. Mir scheint, dass hier nach Bau und Function der Muskelfasern eine Aehnlichkeit mit dem Herzen nicht zu verkennen ist. Ob sich's aber um regelmässige Systole und Diastole handelt, muss dahingestellt bleiben. Selbstverständlich sind die Muskelpfeiler vom Bindegewebe umhüllt.

Digitized by Google

Ueber die Kieme als Sinneswerkzeug s. o. S. 319. Es bleibt hier nur die Beziehung der Nerven zu den übrigen Geweben zu besprechen. Der Nerv vom Kiemenganglion läuft in der Lacune am ganzen freien Rande, vom zuführenden durch den abführenden, entlang und sitzt durch Bindegewebe fest. Dass er bei *Cassidaria* ein Stück vom Rande an der der Kiemenlamellenfläche zugekehrten Seite der Stützmembranen entfernt ist, wurde oben gesagt. Hier gabelt er sich und läuft in zwei Zweigen, dicht aneinander, unter jeder Stützmembran hin. Er giebt, ohne dass man ihn wesentlich schwächer werden sieht, zahlreiche feine Aeste ab, welche die Stützmembran durchbohren und ausserhalb ein Geflecht bilden mit eingelagerten Ganglienzellen an den Knotenpuncten. Er liegt zwischen den Epithelzellen und bildet wieder einen Randnerven aus, unmittelbar unter dem Epithel der abführenden Kante. Nun ist aber schon gesagt, dass auf der Stützmembran das Epithel dicht ist, ohne Becherzellen. Nur am äussersten Rande treten einzelne auf, wie andererseits auf der Blattfläche und besonders zahlreich in der Umgebung des Nerven am zuführenden Rande. Bernard folgert daraus wohl mit Recht, dass die feinsten Nervenverzweigungen in der Kieme am abführenden Rande vorwiegend in Sinneszellen übergehen, im übrigen aber als secretorische Fasern die Drüsenzellen versorgen. Wir haben also in der Kieme einen gemischten Nerven, mässige Sinnes- und reichliche secretorische Fasern, von den motorischen ganz abgesehen.

Als Muster für die Diotocardienkieme kann M. Woodwards Beschreibung von *Pleurotomaria* gelten. Das linke, gefiederte Ctenidium ist hier bereits länger als das rechte. Die Kiemenblättchen sind auf der Aussenseite des Trägers grösser als auf der Innenseite. Die Blättchen sind dünn und in der Mitte etwas gefaltet, wohl im Contractionszustande. Die Verhältnisse liegen im Uebrigen ganz ähnlich. Die auch hier stäbchenförmigen Stützmembranen sind in Wahrheit U-förmig, insofern als sie am gemeinsamen Vas afferens auf der Oberseite des Trägers aus einer Lamelle in die andere umbiegen. Charakteristisch ist besonders die Epithelvertheilung. Am freien Rande läuft rings ein feines Wimperepithel mit Becherzellen dazwischen, die wieder am zuführenden Rande besonders reich sind. Auf der der Blattfläche zugewandten Seite der Stützmembran werden die gleichmässigen Wimperzellen besonders hoch und haben sehr lange Cilien (Fig. 141 C), ebenso bei *Parmophorus*, nach Tobler. Auf diese Zone folgt dann auf der ganzen übrigen Lamelle ein nicht flimmerndes Epithel. — —

Die Bedeutung der Stützmembranen am abführenden Gefäss möchte darin zu suchen sein, dass dem Herzen ein gleichmässig ununterbrochener Blutzufluss gesichert ist. Das zuführende Kiemengefäss bedarf ihn nicht, denn es dürfte genügen, dass unter dem allgemeinen Tonus des Hautmuskelschlauches überhaupt Blut in die Kieme gedrückt wird. Dann werden schon irgendwelche Lücken in irgendwelchen Lamellen den Durchtritt gewähren. Auf Regelmässigkeit von dieser Seite kommt's nicht an.

Digitized by Google

Die dehnbare, gefiederte Kieme der monobranchen Docoglossen scheint nach Haller (1411) keine eigentliche Stützmembran zu haben. Einer schmalen Rhachis sitzen die Lamellen beiderseits an, ohne dass es in ihnen zu eigentlichen Randlacunen käme. In der Rhachis hat sowohl das zuführende, von Haller als Vene bezeichnete, wie das abführende, als Arterie bezeichnete Gefäss an Stelle der Stützbalken Längsmuskeln (XIV, 2).

Ein Vergleich der Kranzkieme der Docoglossen, die nach Haller (1411) eine allmähliche phyletische Ausbildung und noch während des Lebens eine Zunahme der Lamellen durch Intercalirung erkennen lassen, ergiebt eine allgemeine Aehnlichkeit mit dem Ctenidium, insofern als auch hier das Gefäss am Rande verläuft und dabei ein Lacunensystem durchsetzt. Es besteht aber ein Unterschied insofern, als, namentlich bei *Ancistromesus*, die Randlacune sich gabeln und wiedervereinigen kann und als namentlich die verstärkten Stützmembranen fehlen. Sie werden dadurch ersetzt, dass im ganzen Umfang der Randlacune auf der inneren Seite nach der Fläche zu die Querbalken stärker ausgebildet sind, als eben in der Fläche selbst. Zudem fehlt der Nerv innerhalb der Randlacune.

Wieweit bei niederen Formen vor der Ausbildung der Kranzkieme der Mantelrand selbst sich an der Athmung betheiligt, bleibt wohl noch unsicher. Man kann darauf aufmerksam machen, dass bei *Fissurella* nach Boutan auch der Rand um das Mantelloch eine feine Gefässverzweigung hat, die wohl zur Respiration beitragen kann.

2. Der Kreislauf.

Die vom Herzen ausgehende Aorta theilt sich in eine vordere, für Kopf, Fuss, Copulationsorgane und vordere Eingeweide, und eine Genitalarterie, für die hinteren. Dabei scheint eine wichtige Umbildung der vorderen Aorta insofern zu bestehen, als anfangs ein arterieller Kopfsinus für das Nervensystem und den Pharynx gebildet wird, aus dem sich allerdings immer schärfer ein umschriebener Gefässbaum herausbildet. Die Aorta geht unter der Supraintestinalcommissur hindurch, wo sie in ihrer Lage durch die Torsion des Vorderkörpers und Vorderdarms wesentlich beeinflusst wird (Amaudrut). Unter dem Oesophagus tritt sie durch den Schlundring; hier giebt sie einen unpaaren Zweig zu Schnauze, Rüssel und Buccalmasse, seitliche Zweige durch das Dreieck zwischen den seitlichen Connectiven des Schlundrings; die Hauptverlängerung geht über die Pedalganglien in den Fuss, wo sie sich gabelt, stets hinter der Buccalcommissur.

Die zweite wesentliche Abänderung betrifft die Respirationsorgane, einschliesslich des Mantelrandes der Napfschnecken.

Die dritte betrifft die Niere, insofern als es hier in der verschiedensten Weise zur Entwickelung eines besonderen Pfortadersystems kommt.

Digitized by Google

Im Allgemeinen geht das Blut oder die Hämolymphe aus den Arterien in die Lacunen, aus den feineren Lacunen des Hautmuskelschlauchs und der Eingeweide sammelt sich's in der primären Leibeshöhle, die einen grossen Sinus zwischen den einzelnen Organen darstellt. Man kann wohl besondere Abschnitte daran unterscheiden, einen grossen, weiten im Vorderkörper und einen engeren in der Spira zwischen den Eingeweiden, den Abdominalsinus, von dem wieder der Rectalsinus einen Zweig darstellt. Die Sinus sind von Muskelfasern und Bindegewebe durchzogen. Aus den Sinus geht das Blut theils durch die Niere, theils unmittelbar in das zuführende Gefäss der Kieme, die Kiemenarterie, oder, bei den Landformen, in die Lungenarterie über, um nach Durchlaufen des Respirationsorgans in das abführende Kiemengefäss, die Lungenvene, einzutreten und von da in den Vorhof oder die Vorhöfe. Ein Theil kann aber auch, wie erwähnt, gleich in die Kiemenvene münden, unter Umgehung der Kieme.

Für das allgemeine Schema mag Leydig's Figur dienen! (S. 582).

3. Besonderheiten der Diotocardien.

Durch Milne-Edwards, Willey, Lacaze-Duthiers, Wegmann, Boutan, Haller, Willcox, Amandrut sind eine Anzahl von Thatsachen zu Tage gefördert, welche die Circulation der alterthümlichsten Vorderkiemer in besonderem Lichte erscheinen lassen. In Bezug auf den Kopfsinus gehen sie auf die Verhältnisse der Chitoniden zurück. Wie hier durch ein Diaphragma eine besondere Kopfhöhle gebildet wird, in welche die Aorta das Blut bringt, und wie von der Kopfhöhle aus sich als eigenartige Erwerbung die Visceralarterie herausbildet, so kommt es bei den Diotocardien zu einem Kopfsinus, der namentlich die Radulascheide, die geradezu in die Aorta hineinzuragen pflegt, den Pharynx, den Schlundring u. s. w. versorgt. Das Blut dringt zwischen die Muskeln und Knorpel des Schlundkopfs ein und umspült sie unmittelbar, ähnlich die grossen Markstämme.

Bei den Docoglossen bietet der Arterienursprung, im Zusammenhange mit der Umbildung des Herzens, noch eine besondere Ausnahme. Während sonst die Aorta zunächst einen einheitlichen Stamm darstellt, der sich bald in die Arteria visceralis und die vordere Aorta gabelt, entspringen bei den Docoglossen beide Gefässe getrennt, mindestens findet die Gabelung unmittelbar an der Austrittsstelle aus der Kammer statt, so dass die Aorta gerade nach vorn zieht, die Eingeweidearterie, die sich hier nach Wegmann auf die Gonade beschränkt und nur als Arteria genitalis bezeichnet werden darf, gerade nach hinten.

Mit den pedalen Marksträngen gelangt das Blut in den Fuss. Für *Haliotis* und *Fissurella* werden drei Paar Fussarterien angegeben, allerdings ohne eigne Wände, ein Paar vordere und zwei Paar hintere; die vorderen versorgen den Vordertheil der Sohle, von den hinteren geht das

Digitized by Google

eine, mediale, mit den Marksträngen, das laterale versorgt ringsum das Epipodium.

Das Verhältniss der Arterien zur Herzkammer ist bei *Haliotis* und *Fissurella* insofern abweichend, als die Kammer nicht nur nach hinten die Aorta abgiebt, sondern noch eine feine Arterie gerade nach vorn; sie gabelt sich bald und versorgt bei *Haliotis* die Ränder des Athemschlitzes, bei *Fissurella* die des apicalen Mantellochs.

Die Aorta verhält sich bei *Haliotis* noch insofern abweichend, als sie sich nicht nur, wie gewöhnlich, in zwei gabelt, eine Aorta visceralis und cephalica, sondern in drei, eine genitalis, eine intestinalis und eine cephalica; letztere giebt auf dem Wege zum Kopfsinus schon eine Anzahl feiner Aeste an den Darm ab.

Eine andere Merkwürdigkeit, die von *Haliotis* angegeben wird, betrifft eine enge Communicntion der beiden Vorkammern. Man kann einen Tropfen von Farbflüssigkeit nach Wegmann leicht vom rechten Vorhof in den linken treiben, auf ganz kurzem Wege, der allerdings nicht isolirt ist, sondern in einem verzweigten Lacunennetz verläuft. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass wir hier Beziehungen zum Papillarsack und der darin erfolgenden Umwandlung des Blutes zu suchen haben.

Der Mantelrand der Docoglossen.

Zwischen der Nackenkieme der Monobranchen und deren Mangel bei den Cyclobranchen besteht eine doppelte Correlation. Sie bezieht sich auf die Decke der Mantelhöhle und auf die Kranzkieme. Die Acmaeiden haben das Capillarnetz der Athemhöhle viel weniger dicht und typisch entwickelt, als die Patellen. Im Mantelrand aber, der wohl der Athmung mit dienen kann und hier und da neben Tastern auch kurze kiemenartige Ausstülpungen trägt (s. o.), wird das Lacunennetz immer schwächer, je mehr eine eigentliche Kranzkieme sich entwickelt. Diese erhält umgekehrt eine immer bestimmtere Vascularisation, die schliesslich zur echten Kiemenbildung führt.

Die genaueste Beschreibung hat Haller von den Monobranchen gegeben (1411). Ueber dem ganzen Eingeweidesack findet sich ein derbes Lacunennetz auf der Oberseite der Geschlechtsdrüse. Nur die Stelle auf dem hinteren Leberlappen ist davon frei. Es hat somit eine Hufeisenform, die rechts am weitesten nach vorn reicht und am breitesten ist, entsprechend der Niere. Das Netz hat scheinbar ein inneres Randgefäss und ein äusseres, das dem Innenrande des hufeisenförmigen Schalenmuskels unmittelbar anliegt. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man indess, dass es sich nur um ein besonders dichtes Lacunennetz handelt. Das Netz entsteht in seinem innern Umfange aus dem allgemeinen Eingeweidesinus. An den Lacunen erkennt man hauptsächlich Züge von Längsmuskelfasern. Das scheinbare grosse Ringgefäss, das nur vorn offen ist, löst sich hier in das feine Netz am Dach der Athemhöhle auf.

Digitized by Google

Ausserdem hat das grosse Lacunensystem noch zweierlei Auswege; der eine führt in der linken Ecke der vorderen rechten Verbreiterung in das zuführende Kiemengefäss oder die Kiemenarterie über; der andere besteht in einer Menge strahlig angeordneter Bahnen, die den Schalenmuskel rings durchbrechen. Sobald sie hindurch sind, gabeln sie sich und verzweigen sich nach aussen immer feiner an der Oberseite des Mantelrandes. Sie sammeln sich wieder in einem Lacunennetz an seiner Unterseite, das dann schliesslich in einem grossen, zu einem völligen Ringe geschlossenen, gefässartigen Sinus unmittelbar an der Aussenseite des Schalenmuskels unterhalb des Venensystems zusammenkommt. Dieses Ringgefäss, die Mantelrandvene mit arteriellem Blut, biegt links vorn in die Herzvorkammer ein. Bei den Cyclobranchien entwickelt sich aus diesem Lacunensystem des Mantelrandes das regelrechte zu- und abführende Gefäss für jedes einzelne Blatt der Kranzkieme.

3. Die Gefässe des Fusses.

Eine Thatsache, die wahrscheinlich viel weitere Bedeutung hat, als man sich bis jetzt bewusst ist, betrifft die scharfe Halbirung des Fusses. Wegmann fand bei der Injection in den einen rechten oder linken Stamm der Fussarterien bei *Patella*, dass stets nur die betreffende Sohlenhälfte bis zur Medianlinie anschwoll; kein Tropfen ging in die andere Hälfte über. Wahrscheinlich hängt die Erscheinung zusammen mit der Eigenheit des grossen Eingeweidesinus vorn in der Leibeshöhle; er ist nach Willcox durch ein medianes Septum getheilt. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass eine solche Bindegewebsscheidewand durch die Fussmusculatur bis zum unteren Sohlenepithel hindurchgeht, dass sich aber unter dem allgemeinen Bindegewebe des Fusses bisher verborgen hat. Es ist auch mit einiger Bestimmtheit zu vermuthen, dass die Structur sich's bei allen Vorderkiemern wiederholt und dass, bei der engen Beziehung der Blutschwellung zur Locomotion, die Halbirung des *Cyclostoma*-Fusses und der Fussspur von *Purpura* u. a. (s. u.) damit zusammenhängt.

4. Das Gefässsystem der Nephridien.

Ich stelle hier nochmals kurz die Thatsachen zusammen, die oben bezüglich der Niere im Einzelnen ausgeführt wurden.

Die Niere erhält ihr Blut aus dem Sinus abdominalis, aber mit sehr verschiedener Ausbildung der Gefässe, der zu- und abführenden. In den meisten Fällen bildet sich ein förmliches Pfortadersystem heraus. Die abführenden Gefässe sind stets einfache Lacunen, die sich an der Oberfläche sammeln; sie geben das Blut bald in die Kieme, bald direct in das Herz, bald in die linke Niere oder den Papillarsack.

Bei den Docoglossen soll die linke Niere nur mit der Vorkammer in Verbindung stehen. Die rechte erhält ihr Blut in derbem Lacunennetz,

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XL.

Nephridium.

Digitized by Google

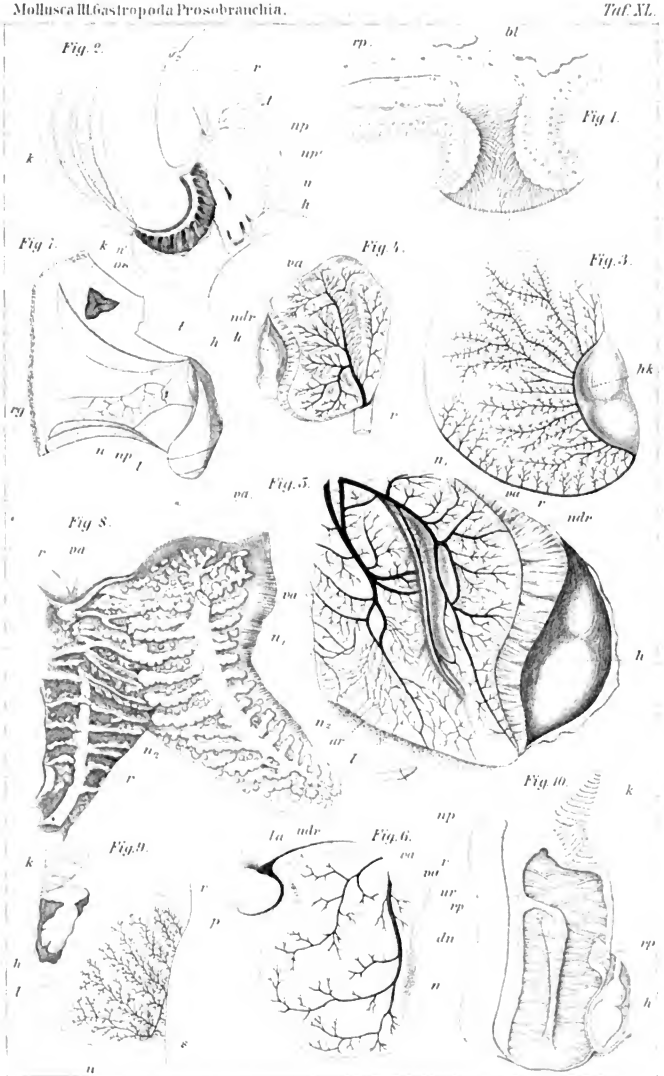
ar Rectalarterie,
bl Bluträume,
dn Nierendivertikel,
h Herz,
hk Herzkammer,
k Kieme,
l Leber,
la Lacune der Nephridialdrüse,
n, n' linkes, rechtes Nephridium,
n_1 n_2 Nierenlappen,
ndr Nephridialdrüse,
np, np' linkes, rechtes Nephrostom,
os Osphradium,
p Pericard,
r Rectum,
rg Rectogenitalmasse,
rp Renopericardialgang,
s Sammelsinus der abführenden Nephridialgefässe,
t Transversalsinus an der Decke der Kiemenhöhle,
ur Ureter,
va zuführende Gefässe der Niere.

Fig.

1. Rechter Renopericardialgang von *Patella*. Die Papille springt in das Nierenlumen vor.
2. Die Nephridien von *Monodonta monodon* mit ihrer Umgebung von unten. Das rechte Nephridium ist in seiner hinteren Hälfte geöffnet.
3. Nephridium von *Littorina littorea* von aussen und oben, mit den abführenden Gefässen.
4. Dasselbe von unten.
5. Inneres des Nephridiums von *Ranella marginata*. Die Rectalarterie *ar* geht unverzweigt hindurch.
6. Inneres des Nephridiums von *Cassidaria tyrrhena*.
7. Decke der Kiemenhöhle von *Cypraea arabica*.
8. Inneres des Nephridiums von *Oliva*.
9. Nephridium von *Purpura lapillus* von aussen und oben.
10. Dach der Athemhöhle von *Valvata piscinalis*. Der Boden des Nephridiums mit dem mittleren Theil des Renopericardialgangs ist weggenommen.

Fig. 1 nach Goodrich. Fig. 2—9 nach R. Perrier. Fig. 10 nach Bernard.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLI.

Nephridium. Nephridialdrüse. Pericardialdrüse. Concrementendrüse. Nierenepithel. Kieme.

Digitized by Google

c Nierenconcretionen,
d Divertikel von der Niere in die Nephridialdrüse,
e Aeusseres Schalenepithel,
L Hauptlacunen der Nephridialdrüse,
l Nebenlacunen derselben,
m Muskelschicht zwischen Nephridium und Nephridialdrüse,
n_1 n_2 Nierenlappen,
na Kiemennerv auf der Seite des zuführenden Gefässes,
ne Kiemennerv auf der Seite des abführenden Gefässes,
np Nephrostom,
p Pericard,
pa Parenchymgewebe,
rg Rectogenitalmasse,
st Stützstäbchen des Kiemenblättchens,
v Vacuole.

Fig.
1. Nephridium von *Natica josephina.*
2. Die ineinandergreifenden Haupt- und Nebenlamellen von ***Buccinum undatum***, welche zwei Nierenlappen entsprechen.
3. *Monodonta monodon.* Längsschnitt durch eine Papille der linken Nieren oder des Papillensacks, mit den Albuminoidkrystallen.
4. Albuminoidkrystalle, stärker vergr.
5. Nierenepithel von *Fissurella.*
6. *Monodonta monodon.* Secernirendes Nierenepithel.
7. *Monodonta monodon.* Wimperepithel aus dem Ausführgang der Niere.
8. *Patella.* Nierenepithel.
9. *Littorina littorea.* Schnitt durch die Basis einer Nierenlamelle.
10. *Littorina littorea.* Schnitt durch die freie Kante einer Nierenlamelle.
11. *Dolium galea.* Nierenepithel.
12. *Purpura lapillus.* Nierenepithel von einer Hauptlamelle.
13. *Littorina littorea.* Schnitt durch die Nephridialdrüse.
14. *Valvata piscinalis.* Schnitt durch die Vorkammer. Die langen Zellen bilden die Pericardialdrüse.
15. *Cyclostoma elegans.* Schnitt durch die Pericardwand, deren Epithel die Pericardialdrüse darstellt. *α* Zelle mit homogenem Plasma. *β* Bildung der Vacuole. *γ* Zellen im Begriff sich in zwei Theile zu sondern. *δ* Zellen, welche eben die Ausstossung der Vacuole vollzogen haben.
16. *Cyclostoma elegans.* Stück der Concrementendrüse.
17. Concretion aus derselben.
18. *Dolium galea.* Schnitt durch ein Kiemenblättchen, nahe der Spitze.

Fig. 1—15 nach R. Perrier. Fig. 16, 17 nach Garnault. Fig. 18 nach Bernard.

Digitized by Google

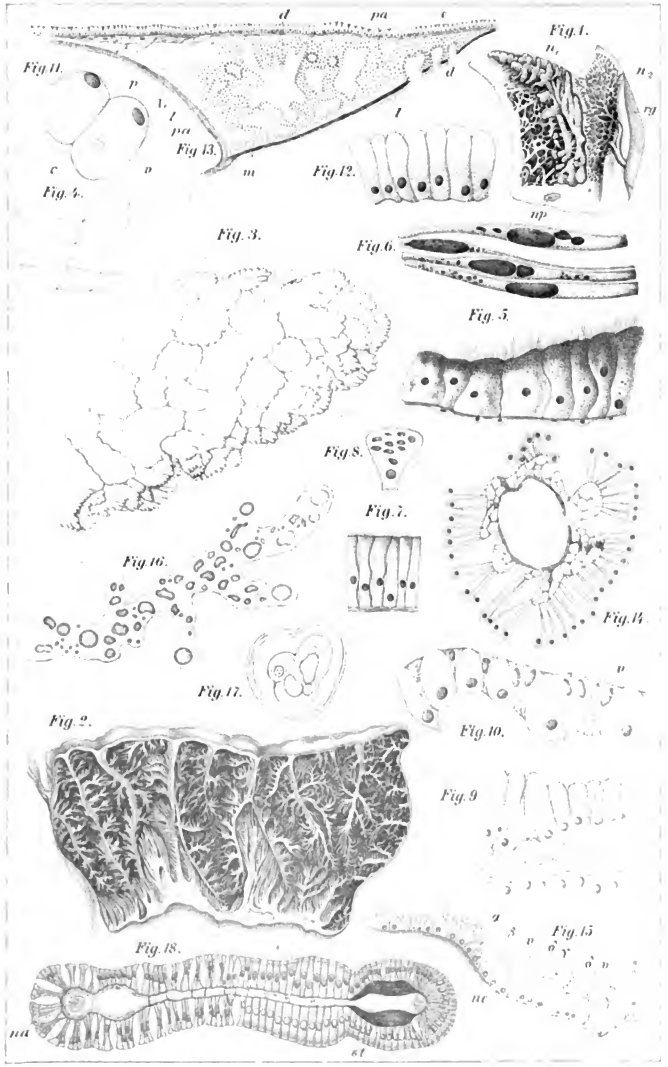


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.

Erklärung von Tafel XLII.

Herz. Pericardialdrüse. Kreislauf.

Digitized by Google

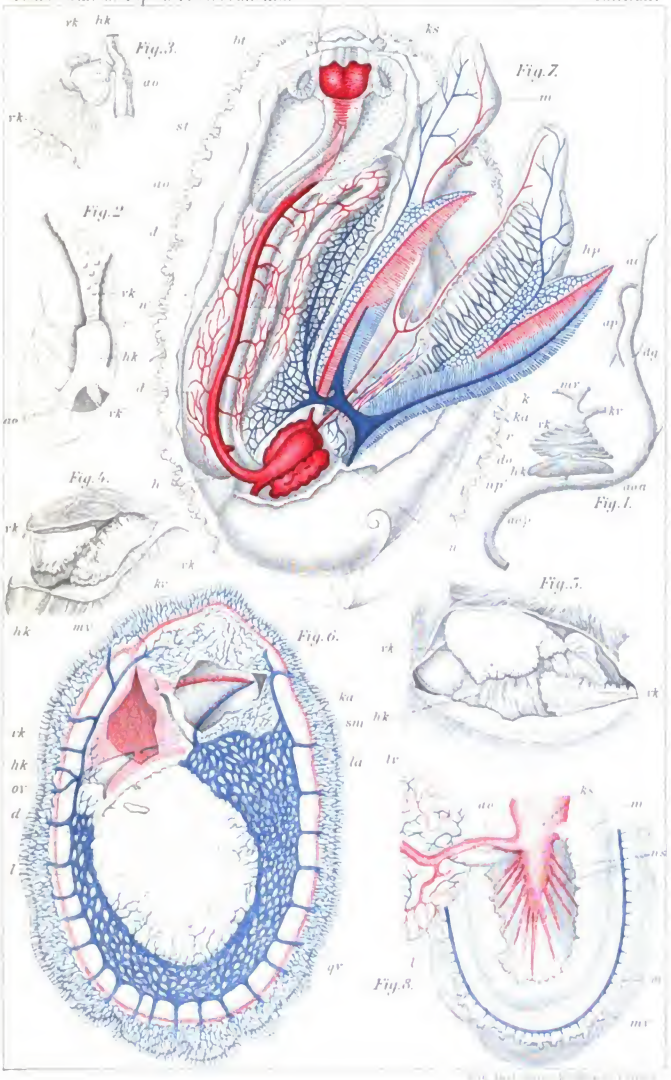
ac Arteria cephalica,
ao Aorta,
ao.a vordere Aorta,
ao.p hintere Aorta,
ap Arteria pedalis,
bc Buccaltaschen,
d Darm,
d' Magen,
dg Darmarterien,
do Dorsalarterie,
h Herz,
hk Herzkammer,
k Kieme,
ka Kiemenarterie,
ks Kopfsinus,
kv Kiemenvene,
l Leber,
lv Lebervene,
m Mantel,
mv Mantelrandvene,
n, n' Nephridium,
np Nephrostom,
ns Sinus der Pedalnerven,
ov Ovar,
qv Quervenen, welche den Schalenmuskel durchbrechen,
r Rectum,
sm Schalenmuskel,
st Schlundtaschen,
vk, vk' Vorkammern des Herzens.

Fig.

1. Herz und Hauptarterien von *Lottia viridula*.
2. Herz von *Nerita peloronta*.
3. Herz von *Cypraea testudinaria*.
4. Herz von *Haliotis tuberculata*.
5. Herz von *Turbo rugosus*.
6. Kreislauf von *Scutellina galathea*. Die Schale ist weggenommen.
7. Kreislauf von *Haliotis tuberculata*. Das Dach der Kiemenhöhle ist links abgetrennt und nach rechts hinübergeschlagen, die Leibeshöhle von oben geöffnet.
8. Die Aorta und der Kopfsinus von *Fissurella tuberculata*.

Fig. 1, 3, 6 nach Haller. Fig. 2 nach Perrier. Fig. 4 und 5 nach Grobben. Fig. 7 nach Wegmann. Fig. 8 nach Boutan.

Digitized by Google



Digitized by Google

das theils in die Kranzkieme, theils in das Gefässnetz an der Decke der Athemhöhle und, bei den Monobranchen, in die Nackenkieme übergeführt wird. Es geht also sämmtlich erst auf dem Umwege der Respirationsorgane ins Herz.

Bei *Fissurella* wird die Niere, ohne eigene Gefässe und Lacunen, nur im Blute des Abdominalsinus gebadet.

Bei *Haliotis* hat die rechte Niere umgekehrt eine sehr complicirte Zufuhr durch reich verzweigte Gefässe; die linke Niere steht nur mit den Vorkammern in Verbindung, in ihr enden die Lacunen blind.

Bei den Trochiden ist's ähnlich, doch geht das Blut aus der rechten Niere in die linke.

Bei den Monotocardien steht die Nephridialdrüse, soweit sie vorhanden ist, nur mit der Vorkammer in Verbindung. Die Niere erhält ihr Blut aus dem Abdominalsinus meist durch ein echtes Gefässsystem; die abführenden Lacunen stehen mit dem Rectalsinus und weiter, durch die Transversalvene an der Decke der Kiemenhöhle, mit der Kieme in Verbindung, das Blut geht also erst durch das Respirationsorgan und dann ins Herz.

Das ändert sich bei *Littorina*, *Vermetus*, *Cyclostoma* und wahrscheinlich auch bei *Cerithium*, das ausserdem durch ein einfaches Lacunensystem der Niere gekennzeichnet ist, ohne Gefässwände. Bei allen diesen geht das abfliessende Blut des Nephridiums unmittelbar in die Vorkammer.

Bei diesen letzten Formen erhält die Vorkammer zwei zuführende Gefässe, die Kiemenvene und die Nierenvene, sonst nur die erstere (Pelseneer, Prosobranchs aériens. Arch. de biol. 1895). Doch kann man auch bei der Entwickelung der Nephridialdrüse von doppelter Verbindung sprechen.

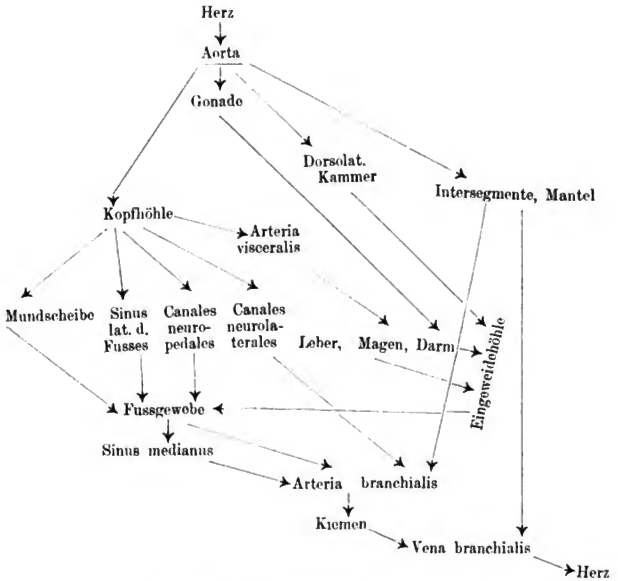
Bei *Ampullaria* fliesst das Blut aus dem rechten Nierenabschnitt gleich in die Vorkammer, das aus dem linken erst in die Kieme.

Vergleich mit den Polyplacophoren.

Da inzwischen Plate*) durch genauere Studien in den Stand gesetzt war, ein ausführliches Schema von dem Kreislauf der Chitoniden zu entwerfen, so lohnt ein kurzer Vergleich.

*) L. Plate, Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Supplem. 4. 1. Heft. 1897. pag. 1—243. 12 Taf.
—— Ibid. Supplem. 4. Fauna Chilensis. Bd. 2. 1899. pag. 1—216. 10 Taf.
—— Idid. Supplem. 5. Fauna Chilensis. Bd. 2. 1901. pag. 281—600. 5 Taf.

Digitized by Google



Schema des Chitonkreislaufs nach Plate.

Es ergiebt sich mancherlei Abweichung, so namentlich in dem Umstande, dass die Aorta bereits auf ihrem Wege nach dem Pharynx Aeste an den Darm abgiebt, dass die Genitalarterie nur bei den Docoglossen ihren Bezirk noch auf die Gonade beschränkt u. dergl. m. Namentlich aber zeigen die zuletzt geschilderten Verhältnisse der Niere und der Respirationsorgane, dass die Vorderkiemer eine ganze Reihe verschiedener Schemata nothwendig haben würden. Eine nähere Parallele dürften nur die Docoglossen ergeben.

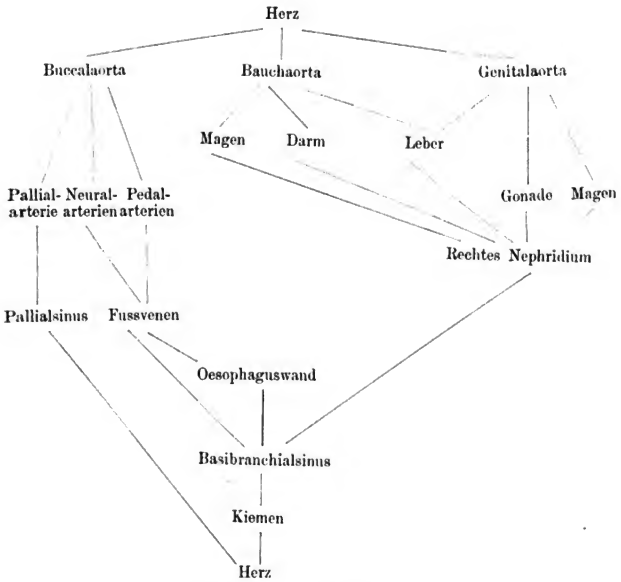
Thiele*) hat neuerdings einen Vergleich gezogen, der sich im Wesentlichen auf *Haliotis* stützt (nach Wegmann). Danach stimmen die neuralen Fussarterien, Kiemenarterie von *Chiton* und Epipodialgefäss von *Haliotis*, mediane Fussgefässe und Eingeweidehöhle überein; Eingeweidearterien dagegen, Mantel-, Nieren- und Kiemengefässe sind verschieden.

Eine erneute Darstellung des Kreislaufs bringt Illingworth von

*) Joh. Thiele. Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXII. 1902.

Digitized by Google

Lucapina crenulata *). Sie lässt den Vergleich am schärfsten durchführen, daher ich das Schema mittheile.



Schema des Kreislaufs von *Lucapina* nach Illingworth.

Bau der Gefässe.

Einzelheiten siehe oben bei den einzelnen Organen, namentlich den Nephridien.

Hier soll auf die Unsicherheit hingewiesen werden, wie etwa Endothelien zu deuten wären. Sind sie plattgedrückte kurze Muskelzellen oder Bindegewebselemente? oder entstammen sie der gemeinsamen embryonalen Grundform beider?

Das Bindegewebe kann sich in der Wand verschieden verdicken, zuweilen unter Kalkeinlagerung, bei *Cyclostoma* und *Vermetus*.

Die Glykogenablagerungen haben wohl hauptsächlich Bedeutung für die Lacunenwände.

---

*) J. F. Illingworth, The Anatomy of *Lucapina crenulata* Gray. Zool. Jahr. Abth. f. Anat. XVI. 1902

Digitized by Google

Das Blut.

Bei sämmtlichen Vorderkiemern ist das Blut, soviel wir wissen, übereinstimmend, eine blaue Hämolymphe (nie roth), also mit Hämocyanin, deren Farbstoff niemals an die geformten Blutzellen gebunden ist. Die Lymphzellen sind ziemlich spärlich und sehr formwechselnd, bald rundlich, bald mit mehr oder weniger reichen Pseudo- s. Lobopodien. Ueber ihre phagocytäre oder regenerative Thätigkeit können wir fast nur Vermuthungen äussern, oder müssen uns auf die oben gegebenen Andeutungen beschränken.

Ebenso unsicher sind Herkunft und Vermehrung. Dass sie bei *Paludina* sich im Blute selbst vermehren, dass sie bei anderen aus Bindegewebselementen herstammen sollen, ist oben bemerkt. Man geht wohl nicht fehl, wenn man sie bei allen Wirbellosen auf die indifferenten Embryonal- oder Bildungszellen zurückführt und somit die Möglichkeit offen lässt, sie auch wieder aus indifferenten Bindegewebselementen zu ergänzen.

Neuerdings hat Schönlein dem Blute von *Dolium* und *Tritonium* einige Aufmerksamkeit gewidmet (s. o.). *Dolium* entleert bei der Retraction ins Gehäuse auf Reiz allemal Schwellwasser, woraus der Autor auf Eiweissarmuth im Blute schliessen will. *Tritonium* hat schön blaues Blut mit reichlichem Eiweissgehalt. Stärker alkalische und schwach saure Reagentien bringen es zur Gerinnung, ein Tropfen 25procentiger Essigsäure lässt 50 ccm *Tritonium*-Blut sogleich zu einer festen Gallerte gestehn.

Nachtrag zur Respiration.

J. R. Ainsworth Davis und H. J. Fleure haben in einer Arbeit über *Patella vulgata* (Liverpool Marine Biology Committee's Mem. X. 1903) gezeigt, dass die Athemhöhle in feuchter Luft thätig sein kann, also im Grunde genommen eine Lungenhöhle ist, ganz in Uebereinstimmung mit meinen obigen Ausführungen. Auf die übrigen Ergebnisse kann hier nicht eingegangen werden.

Nachtrag zur *Haliotis*-Niere.

R. Totzauer*) weist neuerdings nach, dass bei *Haliotis* beide Nieren durch Renopericardialgänge mit dem Pericard verbunden sind, sowohl die rudimentäre linke, die sich, ohne Ureteransatz, direct links vom Enddarm in die Kiemenhöhle öffnet, als die complicirtere rechte. Der rechte

*) R. Totzauer, Nieren- und Gonadenverhältnisse von *Haliotis*. Zool. Anz. XXV. 1902. p. 487 u. 488.

Digitized by Google

Gang geht von dem Nierenlappen aus, der sich zum Pericard erstreckt, und verläuft diesem parallel von vorn nach hinten. Ueber die Communication mit der Gonade s. u.

Die Speicherniere von *Carinaria*.

Neuerdings hat Fahringer*) auf eine Speicherniere von *Carinaria mediterranea* aufmerksam gemacht, auf zwei „drüsige" Streifen an der Fusswurzel, die bereits Milne Edwards und Gegenbaur bemerkten. Es handelt sich um einen Belag der Arterien, die von der vorderen Aorta, nachdem sie durch den Schlundring getreten, nach hinten zum Intestinalsack ziehen. Das Organ ist ein paariges Gebilde von weisslicher Farbe, von langgestreckter, schlauchartiger Form und schwammigem Aussehen, von der erwähnten Arterie durchsetzt. Dem Bau nach besteht es aus einer Anzahl von Zellcomplexen, deren einzelne Elemente rundliche Zellen sind mit wenig Plasma und grossem Kern, namentlich aber mit reichlichen Harnsäureconcrementen erfüllt. Es ist eine Speicherniere, wobei besonders zu betonen ist, dass in der Niere selbst Harnsäure vermisst wurde. Als Parallele wird die Concrementendrüse von *Cyclostoma* herangezogen, die ebenfalls Harnsäure enthält, bei gleichzeitigem Mangel im Nephridium. Bei Pulmonaten werden wir verwandte Einrichtungen in reichem Masse antreffen.

d. Die Genitalorgane.

Hierher auch die früher gegebenen Beschreibungen vom Penis (s. o.).

Nachdem neuerdings von verschiedenen Seiten (Pelseneer, Thiele, Plate) Haller's Angabe einer paarigen Gonade bei *Cemoria* zurückgewiesen wurde, kann es als ausgemacht gelten, dass die Geschlechtsdrüse aller Gastropoden unpaar ist. Ebensowenig lassen sich Spuren einer ursprünglichen Trennung bez. Verwachsung auffinden. Auch hat man nirgends Reste paariger Ausführgänge bemerkt. Wenn hie und da, bei *Strombus* z. B., auf der Aussenseite des Fusses beiderseits eine Rinne zum vorderen seitlichen Fussende herabsteigt, von denen die rechte zur Noth auf den Rest einer Samenrinne bezogen werden könnte, so ist doch die Deutung viel zu unsicher, als dass man darin den Beweis ehemaliger Duplicität der Geschlechtsgänge erblicken dürfte, zumal auch dem Weibchen die gleiche Bildung zukommt. Allerdings hat diese Rinne eine ähnliche Bedeutung, die aber noch viel weiter zurückliegt (s. u.).

Die Vorderkiemer gelten im Allgemeinen als diöcisch. Die Zwitter sollen seltene Ausnahmen bilden. Doch fehlt es nicht an Andeutungen, dass der Hermaphroditismus viel weiter verbreitet sein dürfte, als man bisher ahnt.

---

*) J. Fahringer, Ueber das Vorkommen einer Speicherniere bei *Carinaria mediterranea* Pér. et Les. Zool. Anz. XXVII. 1903. p. 7—12.

Digitized by Google

Am schwierigsten zu beurtheilen ist die morphologische Bedeutung der Geschlechtswege. Da die marinen niederen Prosobranchien, die Docoglossen und Rhipidoglossen also im Allgemeinen keine besonderen Ausführgänge und keine Begattungswerkzeuge besitzen, sondern die Keimstoffe durch Dehiscenz frei werden lassen und durch die rechte Niere einfach in die Umgebung entleeren, so ist die Anschauung zur Herrschaft gelangt, dass die rechte Niere bei den höheren Vorderkiemern durch Functionswechsel zu den Geschlechtswegen geworden sei. Dem gegenüber habe ich oben bereits die Anschauung vertreten und durch den Hinweis auf allerlei Penisreste auch bei den primitiven Formen zu stützen gesucht, dass der Verzicht auf Copula schwerlich das ursprüngliche Verhalten darstelle, vielmehr erst durch die halb sessile Lebensweise der Scutibranchien in der Brandung ihnen nachträglich aufgezwungen wurde. Der weitere Gesichtspunct, der von den Amphineuren ausgeht, legt schon einen solchen Gedankengang nahe, denn die Chitonen, ächte Kinder der Gezeitenzone, überlassen die Befruchtung dem Seewasser, die Aplacophoren jedoch, die dem Leben in tieferem Wasser ihre Eigenheiten verdanken und in vieler Hinsicht noch primitiver sind, haben mehrfach Copulations- und Stimulationsorgane bewahrt, daher auch für die ältesten Gastropoden wenigstens die ersteren anzunehmen nahe genug liegt.

Diese Idee findet nun durch neuere Untersuchungen, so viel ich sehe, eine wesentliche Stütze. Auf der einen Seite zeigt sich, dass die Verbindung zwischen Keimdrüse und Nephridium keineswegs morphologisch gefestigt ist, vielmehr in wenig typischer Weise wechselt, auf der anderen Seite lassen die Neritiden, denen nach den obigen Ausführungen eine wichtige descendenztheoretische Bedeutung zukommt, höchst abweichende Verhältnisse erkennen. Hier hat das Weibchen zunächst einen besondern, vom rechten Nephridium völlig unabhängigen Geschlechtsgang mit eigener Oeffnung; dieses Nephridium aber tritt gleichfalls in den Dienst der Zeugung, sein Ausführgang wird als Scheide benutzt, und es übernimmt die Function eines Receptaculum seminis, indem es sich proximal durch einen Canal mit dem typischen Geschlechtsgang verbindet. Somit hat also das Weibchen zwei Geschlechtsöffnungen. Das Männchen hat einen normalen Genitalgang mit einfacher Oeffnung, die rechte Niere aber, die keine besondere Function übernimmt, geht bei ihm einfach verloren. Was liegt näher als der Schluss, dass bei den höheren Vorderkiemern mit einfacher weiblicher Oeffnung, von den Tänioglossen an, die rechte Niere durchweg verloren gegangen sei? Und doch scheint auch das wiederum fragwürdig, da bei manchen am weiblichen Atrium genitale ein Anhangsorgan sitzt, das vielleicht als Receptaculum seminis und damit möglicherweise als Rest der rechten Niere zu deuten ist.

Damit treten wir aber in eine andere Reihe von Unklarheiten ein. Die Prosobranchien haben eine sehr verschiedene, oft complicirte Laichbildung. Diese bedingt eine Anzahl von Drüsen zur Versorgung des Eies mit Nahrungseiweiss, mit einer Eischale mit Eiweiss um die Eier,

Digitized by Google

die in einem gemeinsamen Cocon stecken, mit einer Coconhülle. Die Bedeutung der drüsigen Abschnitte ist aber im Einzelnen nicht weniger als festgelegt, ja die Autoren sind sich nicht einmal völlig klar darüber, ob nicht Hypobranchial- und selbst Fettdrüsen zur Abscheidung der Coconhülle herangezogen werden. So gehen denn die Ausdrücke Uterus, Eileiter, Schleimdrüse, Anhangsdrüsen, Enddrüsen, wie mir scheint, ohne irgendwelche morphologische Klärung durcheinander. Als Uterus wird nicht nur eine Erweiterung des Eileiters bezeichnet, gleichgültig, ob sie zur Aufnahme fertiger Eier und Embryonen dient, wie bei *Paludina*, oder erst noch als Drüse Materialien für die Eibildung liefert, sondern auch eine distale Anhangsdrüse von grossem Umfange. Es lohnt zunächst nicht, auf die Einzelheiten einzugehen; ich wende mich vielmehr zur Zusammenstellung des Bekannten, ohne Rücksicht auf genaue Homologien. Wiewohl nach meiner Auffassung der Hermaphroditismus, von den Platoden ererbt, das Ursprüngliche ist (s. u.), mag doch, dem üblichen System und der bei Weitem vorherrschenden Diöcie entsprechend, mit den Scutibranchien begonnen werden, unter Aufsparung der Hermaphroditen.

1. Docoglossen (XLIII).

Bei den Docoglossen herrscht seit den Arbeiten von Dall, v. Jhering, Ray Lankester bis Haller Uebereinstimmung darüber, dass die rechte Niere als Ausführgang dient. Die schwach entwickelte Gonade liegt hinten links in der Leibeshöhle; zur Brunstzeit schwillt sie mächtig an, so dass sie den ganzen Boden der Leibeshöhle bedeckt, auch wohl nach oben über die übrigen Eingeweide hinweggreift und sich vorn mit zwei Zipfeln zu den Seiten des Pharynx vordrängt. Sie erhält jetzt eine Communication mit dem rechten Nephridium, die nachher wieder schwindet. Anhangsdrüsen fehlen.

2. Rhipidoglossen (XLIII 2—7).

Bei keiner Gruppe von Gastropoden ist die Verwirrung bezüglich der Genitalorgane so gross gewesen wie hier, und noch bestehen einige Unklarheiten. v. Jhering, Perrier, Haller, Boutan, Wegmann, Willcox, Pelseneer, v. Erlanger und neuerdings A. Robert kommen hauptsächlich in Betracht für das Gros der Gruppe, die Fissurelliden, *Haliotis* und die Trochiden. Die Neritiden sind bis in die neueste Zeit von Claparède, Haller u. s. w. durchweg falsch beurtheilt worden. Erst Gilson erkannte die hohe Complication der Ausführwege, über die weiter Lenssen und zuletzt und am besten Thiele genaue Aufschlüsse gaben. Danach sind die Gruppen scharf zu unterscheiden.

α. Ohne eigene Genitalwege.

Der Streit, ob die Gonade einen eigenen Porus hat oder in die rechte Niere übergeht, scheint jetzt allgemein zu Gunsten der letzteren

Digitized by Google

Alternative entschieden. Die von Clark ausgesprochene Vermuthung, dass *Trochus* noch einen Penisrest habe, ist inzwischen von Pelseneer und Robert zurückgewiesen worden, meiner Meinung nach allerdings mit Unrecht (s. u.). Das Organ, das einen kleinen Anhang am rechten Tentakel darstellt, ist solide und hat keine Samenrinne; dazu kommt es beiden Geschlechtern zu, daher Robert die Annahme macht, es möchte bei der Entleerung der Geschlechtsproducte thätig tein. Begattung scheint indess in dieser Gruppe nirgends vorzukommen. Sicher ist, dass die Zeugungsstoffe oft genug in der rechten Niere getroffen werden, von wo sie in die Mantelhöhle gelangen. Unsicher dagegen bleibt es, ob die Verbindung zwischen Gonade und Nephridium überall dauernd und typisch vorgebildet ist oder durch Dehiscenz erst in der Brunstzeit entsteht.

Für *Scissurella* giebt Pelseneer einfach an, dass die in der Spitze der Spira gelegene Gonade in die rechte Niere mündet. Genauer bestimmt er die Einmündungen bei den Trochiden. Der Geschlechtsgang läuft an der rechten Seite des Eingeweidesackes, dann an der rechten Verlängerung des Pericards hin, um gleichzeitig und zusammen mit dem rechten Renopericardialgang auf einer Papille in die rechte Niere zu münden. Mit den Trochiden würde nach M. Woodward *Pleurotomaria* übereinstimmen.

Für die Fissurelliden kommt Pelseneer unter Berücksichtigung der Angaben von Boutan (1353) und v. Erlanger (1385) zu dem Schluss, dass der Genitalgang sich in gleicher Weise bei *Cemoria*, *Fissurella* und *Emarginula* in den Renopericardialgang öffnet nahe am Herzen, entsprechend der gemeinsamen Bedeutung des Pericards und der Gonade als Cölom. Die distale Hälfte aber des Renopericardialgangs geht nicht unmittelbar in der Nachbarschaft in das Nephridium über, sondern löst sich, zum Geschlechtsgang geworden, eine Strecke weit los und mündet erst nahe am Porus genitalis in die Niere.

Dieser Auffassung steht die Angabe von Tobler*) gegenüber, wonach bei *Parmophorus* noch eine weitere Communication zwischen dem Genitalgang und der Niere statt hat, eine Oeffnung nahe der ersten in den Renopericardialgang. Dazu kommt eine Verschiedenheit der Structur: denn der distale Abschnitt des Geschlechtsganges von dieser Oeffnung an trägt das hohe Epithel der Niere. Spermatozoen sollen nach Tobler von dem proximalen Geschlechtsgange aus in geschlossenem Zuge durch die Oeffnung in die Niere treten. Danach wäre eher anzunehmen, dass diese Communication die ursprüngliche Einmündung des Genitalgangs in das Nephridium darstellt, unmittelbar zusammen mit der Einmündung des Renopericardialganges. Es könnte dann von hier an innerhalb der Niere sich zunächst eine Rinne gebildet haben, die sich später als Canal

*) Max Tobler, Zur Anatomie von *Parmophorus intermedius* Revee. Jenaische Ztschrft. f. Naturwiss. XXXVI. 1901.

Digitized by Google

abtrennte. Eine solche Reconstruction würde in der That am besten auf die Verhältnisse der Trochiden zurückgehen.

Für *Haliotis* macht Totzauer genauere Angaben (l. c.). Danach besitzt die Gonade auch hier einen eigenen Geschlechtsgang, der vom Schalenmuskel in etwas schräger Lage über die Nierenhöhle gegen den Ausführungscanal der rechten Niere zieht, zuerst mit dem Renopericardialgang der rechten Niere communicirt und mit diesem in den Ausführungscanal an dessen Ursprung mündet. Die Beziehungen zwischen Pericard, rechtem Nephridium und Gonade sind somit dieselben, wie bei Fissurelliden und Trochiden nach Pelseneer. Dazu kommt aber eine zweite Verbindung zwischen Geschlechtsgang und rechter Niere, die sich vor der oben erwähnten befindet. (Abbildungen fehlen.)

Bei *Parmophorus* ist die unentwickelte Gonade nach Tobler (*l. c.*) ein langer, schmaler Körper, der sich rechts an der Leibeswand hinzieht und hinten ein wenig nach links hinüberreicht. Später schwillt sie so an, dass sie den ganzen Boden der Leibeshöhle bedeckt. Anfangs werden in der Mittellinie des Leibes keine Eier gebildet. Das ausgebildete Organ ist verschiedentlich gelappt, doch wechselnd und atypisch, während Haller auf eine mediane Furche hinweisen wollte, mit der Betonung ihres Werthes für ursprünglich symmetrische zweiseitige Gonadenanlage. Von aussen springen bindegewebige Septen vor, die das Keimepithel tragen; und auch Haller giebt an, dass die obere Wand der Fissurellengonade ganz dünn ist, im Gegensatz zur unteren und seitlichen.

Boutan macht genauere Angaben (1353). Die Gonade ist anfangs klein, nur rechts unten in der Leibeshöhle; später schwillt sie so auf, dass sie hufeisenförmig herumgreift. Die Innenseite bleibt frei von Keimepithel. Dieses sitzt auf Bindegewebsvorsprüngen, welche von starken Blutlacunen durchsetzt sind. Eine Besonderheit der weiblichen Gonade ist eine längliche, weissliche, eingekerbte Drüse in der Wand des Ausführgangs, die, ohne eigenen Ausführgang, mit starken Wimpern bedeckt ist und ihre Abscheidungen in das Lumen der Gonade entleert. Sie bilden eine Schleimhülle um das Ei, daher die Drüse als Eiweissdrüse zu gelten hat.

Nidamentaldrüse von Trochiden.

Mit diesem Namen möchte ich eine Drüse bezeichnen, welche Robert bei *Trochus* gefunden hat. Schon früher von R. Perrier und B. Haller bemerkt, hat sie zu Missdeutungen Veranlassung gegeben, bis das wahre Verhältniss festgestellt wurde. Das Organ findet sich nur bei den Weibchen derjenigen *Trochus*-Arten, die einen Gallertlaich bilden, nicht bei denen, die ihre Eier einzeln ablegen. Es stellt eine Anschwellung an dem Ausführgang der rechten Niere dar, die als Eileiter benutzt wird. In der Brunstzeit übertrifft es bisweilen das ächte linke Nephridium an Umfang. Das Lumen der Anschwellung ist minimal, die Wand dagegen sehr dick, aus grossen Schleimzellen aufgebaut, mit Stützzellen dazwischen.

Digitized by Google

Bemerkenswerth ist, dass nach M. Woodward auch die weibliche *Pleurotomaria* hier eine entsprechende Verdickung gewaltigen Drüsengewebes zeigt.

β. Die Neritiden.

Die älteren Untersuchungen lassen uns hier im Stiche, namentlich in Bezug auf die weiblichen Endtheile, so von Eydoux und Souleyet, von Quoy und Gaimard für Neriten, von Moquin-Tandon, Lehmann, Claparède für Neritina, Isenkrahe für *Helicina* u. s. w. Auch Haller ist im Allgemeinen nicht weiter gekommen. Erst Gilson, dann Lenssen und zuletzt Thiele haben bessere Aufschlüsse gegeben.

Das Wesentliche läuft darauf hinaus, dass der männliche Apparat einfach ist, ein Hode, welcher dem Ovar an Form gleicht, ein langer Samengang, der anfangs eng bleibt und sich aufknäuelt, dann aber weit und drüsig werdend, so zur männlichen Oeffnung verläuft. Hinter dem rechten Fühler tritt bei verschiedenen Formen ein Penis auf, doch ohne dass wir wüssten, wie der Zusammenhang dieses Organs mit dem Geschlechtsgang hergestellt wird. Der Eierstock geht zunächst in einen engen Eileiter über, der aber nur kurz bleibt, um sich sogleich zu erweitern und drüsige Abschnitte zu bilden, oft noch zum Schluss mit einem abgegliederten Drüsensack. Kurz nach der Erweiterung aber giebt der Eileiter noch einen zweiten, engen Gang ab, der, nach verschiedenem Verlauf und wechselnder Ausstattung mit Ausbuchtungen oder Blindsäcken, seitlich in einen weiteren Sack eintritt. Dieser communicirt wiederum unten mit einem zweiten weiten Sack, der endlich frei nach aussen mündet. Er wird von Thiele als rechte Niere gedeutet, die hier als Vagina dient, sowie gleichzeitig als Receptaculum seminis. Vielleicht bezeichnet man ihn besser als Begattungstasche, und erst den zweiten, mit ihm zusammenhängenden Sack als Samentasche. Von dieser würde das Sperma durch den Verbindungsgang in den proximalen Theil des Oviducts aufzusteigen haben, hier würde die Befruchtung stattfinden; und beim weiteren Hinuntergleiten würde das Ei zunächst mit Nahrungseiweiss ausgestattet werden, weiterhin mit der Eischale. Der untere Abschnitt würde die Eier mit einer schleimigen oder eiweissartigen Hülle versehen, und der Endsack, für den ich die Bezeichnung Cocondrüse vorschlagen möchte, würde eine Anzahl von Eiern in eine Coconschale zusammenfassen.

Wir hätten also für den weiblichen Apparat folgende Theile:

a. Eierstock,
b. Enger Oviduct,
c. Erweiterter Oviduct, gegabelt in
   1. den Gang zum Receptaculum und
   2. den directen Abschnitt zum weiblichen Porus, der für die Eiablage dient.

Digitized by Google

1 zerfällt in

d. den engen Verbindungsgang zum Receptaculum,

e. das Receptaculum seminis und

f. die Begattungstasche, welche dem rechten Nephridium entspricht, so dass der Nierenporus und Ureter zur Vagina wird.

2 zerlegt sich, wie es scheint, in

g. Eiweissdrüse,

h. Schalendrüse, die sich ohne scharfen Absatz an die Eiweissdrüse angliedert, als Abschnitt desselben Schlauches,

i. die Cocondrüse, meist als Blindsack abgegliedert.

Für die Umhüllung der Eier mit Nahrungsflüssigkeit innerhalb des Cocons scheinen die gewöhnlichen Becher- oder Schleimzellen der Schlauchwand zu genügen. (Zweifelhaft bleibt es, inwieweit für die Coconbildung noch andere Drüsen, namentlich Hypobranchialdrüsen, thätig sind.) h und i kommen am weiblichen Genitalporus zusammen. Ihre Functionen sind bisher im Einzelnen nicht bekannt.

Vom Einzelnen das Folgende.

Der männliche Apparat.

Aus dem Hoden tritt ein Samengang aus, der bei *Helicina* nach Thiele am kürzesten bleibt und sich wenig aufknäuelt, bei den Neritiden im engeren Sinne aber (*Nerita*, *Neritina*, *Navicella*) sehr eng, schwarz pigmentirt und lang wird. Bei einer *Nerita* erreicht er nach Quoy und Gaimard eine Länge von mehr als 2 Fuss. Bei *Helicina* mündet der Samenleiter in einen langen, weiten Drüsengang weit vor dessen Blindende ein. Der Drüsengang, der in die Mantelhöhle ausmündet, ist zwar durch Falten etwas zertheilt, trägt aber im Innern ein ziemlich gleichmässiges Drüsenepithel. Auch bei *Navicella* und *Neritina* zeigt sich eine solche Unabhängigkeit des Vas deferens von dem Drüsengange oder der Prostata in der mittleren Einmündung; bei *Neritina* ist der Samengang zudem vorher erweitert („Samenblase" Claparède). Die Prostata von *Navicella* ist weiter gegliedert. Subepitheliale, körnige Drüsenzellen liegen nesterweise in der linken unteren Wand des Schlauches. Neben der Einmündung des Samenleiters sitzt eine starke acinöse Drüse, deren Drüsenzellen epithelial zwischen den Stützzellen liegen. Als Penis nimmt Claparède (1375) bei *Neritina fluviatilis* das Endstück des Rohres, wohl mit Unrecht (s. u.). Bei *Helicina* sollen Begattungswerkzeuge nach Thiele fehlen, was bei der Landschnecke indess kaum anzunehmen ist. Für *Nerita* beschreibt Haller die Differenzirung des rechten Fühlers; er ist länger als der linke, an der Basis geknickt und kugelförmig verdickt. Einen besonderen Penis oberhalb des rechten Fühlers gab Bouvier für *Neritina cariosa* an, wie ich solche ebenfalls an philippinischen Stücken sah. Thiele beschreibt für *Navicella* ein Copulationsorgan vor und unter dem Fühler, das in der Ruhe mit seinem hinteren, mit einer Rinne

Digitized by Google

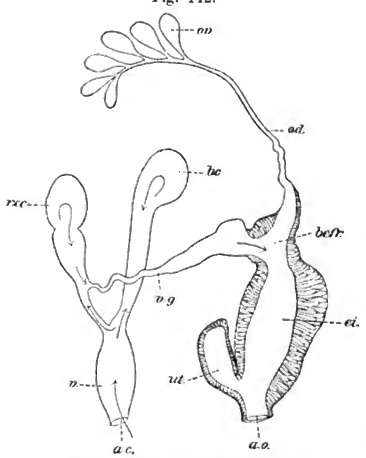
versehenen Theile in einem durch zwei Falten gebildeten Canal liegt. Thiele vermuthet, dass das Sperma in der Mantelhöhle durch Flimmerung ihm zugeleitet werde. Bei einer *Navicella* vom malaiischen Archipel finde ich einen derartigen Penis auf der inneren, also linken Seite des rechten Tentakels, einen weisslichen, etwas abgeplatteten Cylinder mit einer flügelartigen Ausladung an der rechten Seite, die in der Ruhe sich an die Unterseite des Cylinders anlegt. Ein solcher Penis liegt weiter vorn, als bei irgend einem anderen Gastropoden, wo doch die Ruthe stets erst hinter, und nicht vor dem rechten Fühler getroffen wird.

Lenssen glaubt, bei *Neritina* den Rest eines Penis in einer musculösen Hautverdickung gefunden zu haben, neben dem rechten Fühler. Sie soll sich über eine Rinne legen, die regelmässig vom männlichen Genitalporus hierher zieht.

Weiblicher Apparat.

Der Eierstock von *Neritina fluviatilis* setzt sich nach Gilson aus einzelnen Lappen zusammen, wie Textfig. 142 zeigt. Charakteristisch ist das Verhalten des Nierentheiles insofern, als sich distal noch eine besondere Bursa copulatrix abschnürt. Man könnte sie wohl als Vagina bezeichnen und den Namen Begattungstasche für den Blindsack („copulatory vesicle") aufsparen. Den Gang des Spermas zeigt die Abbildung.

Fig. 142.



Weibliche Geschlechtswerkzeuge von *Neritina fluviatilis*.

a.c Copulationsöffnung. *ao* Oeffnung für die Eiablage. *b.c* Bursa copulatrix. *befr* Befruchtungsraum. *ei* Eiweissdrüse. *od* Oviduct. *ov* Ovar. *rec* Receptaculum seminis. *ut* Uterus (Cocondrüse). *v* Vagina. Die Pfeile deuten den Weg an, den vermuthlich das Sperma nimmt.

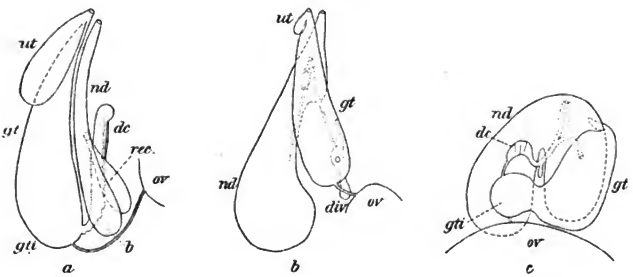
Nach Gilson.

Lenssen's Beschreibung ist theils genauer, theils ergiebt sie Complicationen und eine veränderte Auffassung (XLIII. 6, 7). Aus dem Ovar kommt der einfache Eileiter, der sich distal zurückschlägt und eine Erweiterung bildet. Diese geht über in eine zweite Erweiterung, die Poche de confluence, in welcher vermuthlich die Befruchtung stattfindet. Sie ist eng und nur einerseits aufgetrieben; dem entspricht das Epithel, das in den engen Theilen cylindrisch ist, in der Auftreibung aber, wohl durch einfache Dehnung, abgeplattet. Die Poche de confluence bildet das obere Ende des Drüsenschlauchs oder Uterus.

Digitized by Google

der beiderseits mit drüsigen Acinis besetzt ist. Distal hört dieser Besatz auf; etwas vor der Ausmündung setzt aber noch ein seitlicher Sack an, die Poche à cristaux. In ihr finden sich Krystalle, unter denen Octaeder erkannt wurden; gelegentlich treten Diatomeen darin auf. Lenssen weiss für diesen Sack keine Deutung. Sollte er nicht eine Cocondrüse sein? Aus der Poche de confluence geht es durch einen engen, gewundenen Gang in die Bursa copulatrix, welche einen ziemlich langen Blindsack an der Vagina darstellt; daneben setzt das Receptaculum an. Ist nicht die Bursa zu lang, als dass ein noch dazu zweifelhafter, jedenfalls kurzer Penis bis hierher vordringen könnte? Die Deutung des zweiten Mündungsschlauches sucht Lenssen nicht so, wie Thiele, dass er an die

Fig. 143.



Weibliche Geschlechtsorgane von Neritiden.
a. *Nerita pica.* b. *Navicella parva.* c. *Scutellina cinnamomea.*

bc Bursa copulatrix. *dc* Verbindungsgang zwischen Receptaculum seminis und Schalendrüse. *dir* Divertikel. *gt* Schalendrüse. *gti* Eiweissdrüse. *nd* Homologon der rechten Niere. *ov* Ovarium. *rec* Receptaculum seminis. *ut* Uterus.
Nach Thiele.

rechte Niere denkt, sondern er vergleicht die Verhältnisse mit dem triaulen Typus von Doris, bei der ebenfalls der weibliche Weg sich distal spaltet für Eiablage und Copula.

Die Verhältnisse von *Nerita pica* ergeben sich ohne Weiteres aus Thiele's Abbildung (Textfig. 143). Der Verbindungsgang ist schärfer differenzirt in einen engen Abschnitt am Receptaculum und einen weiteren nach der Eiweissdrüse zu. Bei *Navicella parva* sind nach demselben Bursa copulatrix und Receptaculum weniger scharf abgesetzt voneinander, der Verbindungsgang bleibt eng, läuft zunächst nach vorn, wo er sich etwas aufknäuelt, und hat an der Einmündung in den Drüsenschlauch zwei Divertikel, ein spitzes nach vorn, ein kolbiges nach hinten. Am meisten vom Schema entfernt sich *Scutellina cinnamomea,* insofern als hier der Verbindungsgang nahe der Eiweissdrüse eine gekammerte, mit niedrigem Epithel ausgekleidete Erweiterung und daneben ein Divertikel trägt, als eine enge Vagina in eine weite Bursa mit ebenso weitem

Digitized by Google

Receptaculum führt und als am Drüsenschlauch der endständige Anhang, die Cocondrüse („Uterus" Thiele) fehlt.

Der Verbindungsgang hat einen kräftigen Muskelbelag, besonders am engen Theil; der weitere ist bei *Nerita* ähnlich wie im gekammerten Theil von *Scutellina* faltig und gelappt, mit niedrigem Epithel. Bursa und Receptaculum tragen ein gleichmässiges Epithel, dessen Zellenden allerdings drüsig abgestossen werden. Der als Eiweissdrüse bezeichnete Abschnitt des Drüsenganges hat nach Thiele subepitheliale, in Nestern angeordnete Zellmassen. Der als Schalendrüse geltende Theil hat ähnliche subepitheliale Drüsenzellen, weiterhin kommen mehr Becherzellen mit Stützzellen, und die Cocondrüse trägt ein flaches Epithel mit Krypten im Fundus, in denen sie eigenartige Concretionen abgeschieden hat, die ich als Calcosphäriten ansprechen würde.

Dazu kommen endlich nach Thiele eigenartig umgebildete, tiefer eingestülpte Hypobranchialdrüsen bei den verschiedenen Gattungen, bald im männlichen, bald im weiblichen Geschlecht, bald auch fehlend.

3. Monotocardia.

Hier möchte in erster Linie die von Thiele betonte Thatsache stehen, dass auch bei *Janthina* ähnliche, wenn auch einfachere Verhältnisse vorliegen. Auch hier mündet der weibliche Geschlechtsapparat durch einen Drüsengang, der in eine innere Eiweiss- und äussere Schalendrüse zerfällt (über die Coconbildung wissen wir ebensowenig). Am Beginne der Eiweissdrüse steht der Drüsenschlauch andererseits mit einem Receptaculum in Verbindung, das nach seiner Pigmentirung und seinen Fortsätzen der rechten Niere der Rhipidoglossen entsprechen soll. So wäre auch hier Bursa und Receptaculum auf die rechte Niere zurückzuführen. Freilich wagt Thiele nicht, die Behauptung auf das Receptaculum sämmtlicher höherer Formen auszudehnen, und wir sind im Einzelnen durchaus auf Vermuthungen angewiesen. Die Complication der Neritiden findet sich nirgends wieder, der Geschlechtsgang bleibt durchweg einheitlich, seine Adnexa lassen sich im Einzelnen nicht sicher deuten. Es erübrigt daher nur, das Bekannte zusammenzustellen, wobei leider der Mangel an Arbeiten mit moderner Technik sich sehr fühlbar macht.

Ob zunächst für die *Janthina exigua* die Beobachtung Geltung hat, die ich an eingetrocknetem Materiale machte, muss die Zukunft lehren. Danach würde die Scheide als ein langes Rohr im Nacken hervorgestreckt werden und als Ovipositor dienen, um die Eicocons an dem Floss zu befestigen (1163).

Als allgemeine Bemerkung möchte noch der Hinweis am Platze sein, dass die männlichen und weiblichen Wege bisweilen grosse Aehnlichkeit zeigen, indem ein langer Eileiter und Samengang gleichmässig aufgeknäuelt sind,

Digitized by Google

wie bei *Littorina*, *Sigaretus* und *Natica*; in den meisten Fällen bleibt der Eileiter weit kürzer, oder beide sind kurz, wie bei *Cypraea*.

Bei den Cypraeen ist der Genitalapparat nach Haller sehr einfach (XLIII, 10). Die grosse Gonade (1410, II) nimmt die Spitze der Spira ein, von unten her durch das Intestinum eingedrückt und concav. Der Oviduct bildet einen kurzen, gekrümmten Schlauch, der fast in ganzer Länge drüsig erweitert ist und nur distal eine enge Vagina frei lässt. Das Männchen unterscheidet sich durch den etwas weiter nach vorn gerückten Porus, von dem eine Flimmerrinne zum Penis führt.

Für *Sigaretus* und *Natica* (XLIV, 1, 2, 3) ist nach Haller (1410, III) der lange Oviduct und Samenleiter bezeichnend. Charakteristisch ist die Aufwindung des letzteren (XLI, 1), indem er erst vom Hoden gerade herabzieht, dann aber sich in Windungen legt, deren äussere Umbiegungen alle auf einer Kreislinie liegen. Nachher verläuft er wieder gestreckt unter drüsiger Erweiterung und öffnet sich in die Samenrinne. Der Oviduct beschreibt ähnlich lange Schlingen; sein distales Ende ist aber weit länger und ebenfalls drüsig etwas erweitert. Es läuft zur Genitalöffnung, die, wie bei vielen Monotocardien, links vom After liegt, unter eigenthümlicher Kreuzung des Enddarms mit dem Oviduct. Hier sitzt nun eine mächtige Enddrüse an, die mit ihrem Blindende sich spiralig einrollt. Vermuthlich hängt sie mit der Laichbildung (s. u.) zusammen und hat daher an Stelle des üblichen Namens „Uterus" wohl besser die Bezeichnung Laich- oder Cocondrüse zu führen. Da, wo der Eileiter in diese Drüse übergeht, findet sich noch eine kleinere, grüne, feingelappte Drüse, deren Bedeutung vorläufig ganz unklar ist. Nach der Parallele mit den Calyptraeiden vermuthe ich darin das Receptaculum seminis. Bei *Sigaretus* wird die Cocondrüse („Uterus") noch schärfer aufgewunden, die Nebendrüse ist minimal. Endlich findet sich in der Wand des Endstücks, nahe dem weiblichen Porus, eine nur auf Schnitten erkennbare acinöse Drüse von unbekannter Bedeutung, die „Uterusenddrüse" Haller's. Der enge Eileiter hat Flimmerepithel und Muskelbelag, der erweiterte Abschnitt trägt dagegen Drüsenschläuche in der Wand. Die Cocondrüse (Uterus) hat andere Tubuli in der dicken Wand, sonst ist sie vom Wimperepithel ausgekleidet, das im Endabschnitt rein auftritt. Der Penis von *Natica* hat nach Claparède eine Nebendrüse.

Die Lamellariiden (XLIII, 11, 12, 13) haben, soweit sie diöcisch sind, einige Besonderheiten (Bergh). Hoden und Ovar sind übereinstimmend tubulös gebaut. Der Samenleiter knäuelt sich stark auf und in diesen Knäuel verwickelt sich eine Anhangsdrüse, eine Prostata, die einen langen, blind geschlossenen Schlauch darstellt. Weiterhin tritt das Vas deferens in die Körperwand ein und zieht, stark geschlängelt, zum Penis und in diesem empor bis zur Spitze oder nahezu so weit. Das letzte Ende bildet ein frei vorstehendes kurzes Rohr, das retrahirt werden kann. Eine Abweichung tritt bei manchen Lamellarien und Marseniellen insofern ein, als der Samenleiter an der Wurzel des Penis erst nochmals aus dem

Digitized by Google

Integument heraus- und in die Leibeshöhle eintritt, sich hier unter Anschwellung in mehreren Schlingen über Schlundkopf und Magen legt und dann erst in den Penis eintritt. — Die Ovarialröhren sammeln sich in einem kurzen Eileiter, der sich bald erweitert mit drüsiger Wand, ohne dass an diesem Drüsenschlauch eine besondere Eiweissdrüse abgesetzt wäre. Sehr bemerkenswerth ist der Umstand, dass der proximale Theil des Schlauches auf der einen Seite mit einer ganzen Reihe von Vesiculae seminales besetzt zu sein pflegt, die sich bisweilen erst wieder gruppenweise um besondere Ausführgänge schaaren. Ehe der Drüsenschlauch als Vagina sich neben der Afterpapille öffnet, hat er noch ein seitliches Divertikel, das wohl als Bursa copulatrix dient (1068).

Bei den Calyptraeiden (XLIV, 4) ist nach Haller die Gonade bald abgeschlossen, bald — bei *Janacus* — mit der Leber eng verflochten. Mit der Umbildung der Schale rückt sie immer weiter nach vorn. Der enge Eileiter, proximal mit höherem Flimmerepithel und Ringmusculatur, ist bei weitem kürzer als bei den Naticiden, knäuelt sich nicht auf und zeigt eine stufenweise Verkürzung von *Trochita* an bis *Ergaea*. Dann folgt ein relativ kurzer, retortenförmig erweiterter Theil, der hier als „Uterus" bezeichnet wird und wohl auch den Namen einigermassen verdient. Eine Cocondrüse fehlt, entsprechend dem Laich (s. u.). Der proximale Abschnitt des Uterus ist drüsig (Eiweissdrüse? Schalendrüse?). In ihn münden von unten her feine, etwas verzweigte Schläuche ein, von cubischem Epithel ausgekleidet. Da sie Sperma enthalten, hat man sie wohl als ein merkwürdiges Receptaculum zu deuten. Auch Conklin erwähnt ein tubulöses, geknäueltes Receptaculum. Männchen mit Flimmerrinne.

Wie mir scheint, lässt sich nach den Genitalien *Vermetus* hier anknüpfen; einem langen Sammelgange sitzen die Acini der Gonade seitlich an, der Form des Thieres entsprechend. Der weite Theil des Eileiters (Uterus) ist durch Längs- und Querfalten gespalten und gefächert. Der männliche Porus liegt etwas weiter in der Mantelhöhle zurück als der weibliche. Samenrinne und Penis fehlen.

Die Littorinen würden sich umgekehrt durch die Aufknäuelung des proximalen Genitalganges den Naticiden nähern. Distal giebt Keferstein eine Samentasche an.

Bei den Littoriniden, Naticiden und Cypraeiden wechselt die Samenleitung nach von Jhering (wohl sicher) innerhalb der Gattung, insofern manche Arten eine offene Wimperfurche haben, andere ein vollkommen geschlossenes Vas deferens. Es mag gleich hier eingeschaltet werden, dass die gleiche Unbeständigkeit auch bei Volutiden vorzukommen scheint.

Bei *Truncatella* sind die männlichen und weiblichen Organe nach Vaysière in hohem Grade übereinstimmend, von der Gonade geht der einfache Geschlechtsgang aus, dem am Ende eine Drüse ansitzt, die der Autor entweder als Eiweissdrüse oder als Trostada deukt. Doch ge-

Digitized by Google

lang die Isolirung nicht. Der männliche Weg nimmt anfangs an Dicke zu, nachher verläuft er als feines Rohr zum cylindrischen Penis (1488).

In der Ausgestaltung der Drüsen hat *Paludina* eine gewisse Aehnlichkeit mit den Pulmonaten (XLIII, 8, 9). Das Ovar besteht aus wenigen kleinen Acinis, die dem engen, nicht geknäuelten Eileiter ansitzen. Bei dessen Uebergange in den weiten distalen Abschnitt liegt eine grosse Eiweissdrüse. Der daneben liegende proximale Theil des weiten Abschnittes, der hier ein wirklicher Uterus ist, wird als Receptaculum oder Begattungstasche gedeutet (Keferstein), wiewohl der Penis schwerlich bis hierher eindringt (durch ein Versehen in XLIII, 8 als *ei* bezeichnet). Der Endtheil des Uterus ist die Vagina. Beim Männchen folgt auf das enge Vas deferens eine schlauchförmige Erweiterung und dann der eigentliche, kurze Penis, dessen Spitze in eine Hauttasche am Fühlerende umgeschlagen werden kann, also ohne Flimmerrinne.

Die Erweiterung ist stark musculös; sie entspricht wohl dem gleichen Organ vieler Stylommatophoren. Erlanger will ihr statt Samenblase die Bezeichnung „Ductus ejaculatorius" geben. Die Bedeutung dürfte die einer Einrichtung sein, die das gewaltsam andringende Sperma von dem Ausfliessen zurückhält und seinen Erguss regulirt.

Bei der grossen Aehnlichkeit zwischen Ovar und Testikel mag hier gleich darauf hingewiesen werden, dass auch der innere Bau dieselbe Entwickelung erfährt.

C. de Bruyne*) hat ganz neuerdings gezeigt, dass die Structur der Gonade in beiden Geschlechtern absolut dieselbe ist. In beiden giebt es Follikelzellen von gleicher Structur, die zur Ernährung, zum Schutz und zur Befestigung dienen. Die Follikelzellen entspringen so gut wie Oogonien und Spermatogonien aus demselben indifferenten Keimlager. Die Nähr- oder Follikelzellen bei *Paludina* z. B. haben ganz denselben Ursprung wie die Geschlechtszellen, alle aus derselben Wurzel.

Die Unterschiede in dem Umfange zwischen den kleinen Ovar und dem grossen Hoden erklären sich aus der Viviparität, welche die einzelnen Eier successive in den Uterus überführt. Es ist anzunehmen, dass bei der einmaligen Begattung der Uterus noch kurz ist und sich erst mit der Zunahme der Eier in die Länge streckt.

Von einer *Vitrella* haben wir soeben eine Beschreibung erhalten durch Seibold**). Das Weibchen hat einige Besonderheiten. Auf den compakten Eierstock folgt der dünne Eileiter, der am Nierenrand ein Paar Schlingen bildet. Nachher geht er in den weiten Drüsenschlauch und die Vagina über. Am Uebergange aber zwischen dem engen Oviduct und dem Drüsenschlauch sitzt als enges schmales Coecum das Receptaculum, und unmittelbar mit ihm zusammen ein weiter Blindsack mit

*) Bull. cl. d. sciences Acad. Belg. 1903, p. 115—135.

**) Wilhelm Seibold, Anatomie der Vitrella Quenstedtii (Wiedersheim) Clessin. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 1904.

Digitized by Google

engem Gang, den Seibold als Anhangdrüse des Receptaculums betrachtet und nicht als Eiweissdrüse. In den jungen Eiern sind die ellipsoiden Dotterkörnchen weit kleiner als in den reifen, so dass hier nicht ihre Zahl, sondern ihr Umfang zuzunehmen scheint. Der Eileiter anfangs dünnwandig mit Plattenepithel, dann mit Längsfalten und höheren Wimperzellen. Die Anhangsdrüse des Receptaculums liefert ein Secret, das in der Samenblase die Zoospermien zu ernähren scheint. Es besteht aus blassen Kügelchen, die aus hohen wimperlosen Drüsenzellen mit Stäbchensaum stammen. Die Entleerung geschieht durch die Muskeln der Wand. Der weite Drüsenschlauch hat zweierlei Epithel, hohe Schleimdrüsen und Stützzellen dazwischen, ohne Cilien. In der Vagina werden beide Zellformen niedriger und erhalten Wimpern, die nach der Oeffnung zu gerichtet sind. Wiewohl die Drüsenzellen morphologisch in der Vagina durchweg gleich erscheinen, enthalten doch die des mittleren Abschnittes ein Secret, das sich Tinctionsmitteln gegenüber abweichend verhält. Hat man an eine Schalendrüse zu denken?

Während das Ovar durch die weissen Eier weiss gefärbt ist, sieht der lappig verzweigte Hoden rostbraun aus. Das Vas deferens knäult sich innerhalb der Leber auf, dann läuft es gerade nach vorn. Es hat hier eine ähnliche grosse Anhangsdrüse, wie der weibliche Apparat. Nachher verläuft der Samenleiter, immer mehr mit Musculatur ausgestattet, zuletzt mit starken Ringmuskeln, bis in die Spitze des Penis. Die Anhangsdrüse hat Wimpern, Stütz- und Drüsenzellen, daher man wohl Bedenken tragen muss, sie mit der weiblichen Anhangsdrüse neben dem Receptaculum zu homologisiren. Sie entspricht wohl eher dem Drüsenschlauch.

Cyclostoma (XLIV, 5—9).

Für *Cyclostoma elegans* haben wir neben älteren Beobachtungen von Claparède u. a. die solide Analyse von Garnault (1394). Das kleine Ovar ist ein einfaches Rohr oder hat einige Blindsäckchen; es ist durch die Eier orange, rothbraun oder grünlichgelb gefärbt. Der Eileiter ist zunächst eng und dunkel pigmentirt; dann erweitert er sich allmählich, wird weisslich und lässt Falten erkennen. Abermals verengert und eine Schlinge bildend, geht er in den weiten Drüsenschlauch über. Der besteht aus der keulenförmigen Bursa copulatrix, die sich unten in einer Längsspalte in die Vulva öffnet, und einer Drüsenmasse, die proximal mehr grau, distal mehr weisslich erscheint, mit starken, nach innen vorspringenden Falten. Garnault lässt die Bursa nicht blind geschlossen sein, sondern mit dem Oviduct communiciren. Die Drüsenmasse, von der Bursa durch eine Bindegewebsmembran geschieden, zeigt schon äusserlich eine Trennung in eine proximale, graue und eine distale, weissliche Partie. — Das Ei kommt aus dem Ovar als membranloser Dotter. Es gelang nie, die weitere Ausbildung und die Ablage zu verfolgen. Wohl aber lässt sich schliessen, dass die Befruchtung bereits ganz oben im engen Oviducttheil

Digitized by Google

stattfindet, aus dem Vorkommen der Spermatozoen. Die Bursa copulatrix scheint nicht als Receptaculum zu dienen, da sie nur ausnahmsweise, wohl unmittelbar nach der Begattung, Sperma enthielt. Dieses ist vielmehr im erweiterten Oviductabschnitt, der als Receptaculum anzusehen ist, dicht gehäuft, und vereinzelte Zoospermien trifft man noch weiter proximal im engen Theile. Dessen Wand setzt sich zusammen aus einer dünnen Bindegewebsmembran mit etwas mehr Muskelfasern als das Ovar hat, und aus einem nicht wimpernden Epithel mit braunen Längsfalten, das Epithel wird cylindrisch, theils mit den braunen Körnchen des proximalen, theils mit den groben, stark lichtbrechenden Körnern des Uterusepithels. Die Bursa trägt ein wimperndes Cylinderepithel, theils mit denselben, theils mit ganz feinen Körnern. Ob die beiden Abschnitte des Drüsenschlauchs als Eiweiss- und Schalendrüse fungiren, ist nicht ausgemacht. Der proximale, graue Theil hat relativ breitere Epithelzellen, meist mit Secretkörnern dicht vollgepfropft, als der distale, weissliche; dessen Cylinderzellen enthalten, soweit sie nicht entleert sind, helle Tropfen, die als Eiweiss zu deuten sind. Dazwischen aber finden sich andere, mehr trichterförmige, unten zugespitzte Zellen mit klarerem Inhalt. Das obere Ende, von polygonalem Umriss, schiebt sich zwischen das Epithel so ein, dass die freie Fläche sich polsterartig vorwölbt. Die Zellen erinnern wohl am meisten an die Calottenzellen aus dem Ureter der Stylommatophoren. Ihr Kern kann in jedem Niveau liegen, während er bei den anderen, drüsigen sich stets basal findet. Alle diese Zellen wimpern. Die Oogenese s. u.

Beim männlichen Apparat fällt die Aehnlichkeit mit dem weiblichen ins Auge. Während der Eierstock zu allen Jahreszeiten gleichmässig klein bleibt und in der Entwickelung der Eier kaum eine besondere Brunstzeit hervortreten lässt, sieht man in den viel grösseren Hoden mit Beginn des Jahres die Spermatogenese eintreten. Sie erreicht ihre Vollendung im Juni. Spermatozoen, die dann noch darin sind, scheinen aus dem vorhergehenden Jahre zu stammen. Aus dem Hoden kommt ein geschlängelter, ziemlich weiter Samengang, der als Vesicula seminalis von Spermen strotzt und darin dem spindelförmig erweiterten Oviduct entspricht. Dann verengert sich das Vas deferens auf eine kurze Strecke, um in eine birnförmige Anschwellung überzugehen, die, im Innern allerdings nur mit Längsfalten ausgestattet, dort in eine proximale, graue und eine distale, weisse Portion zerfällt; aus ihr führt das Vas efferens in den Penis. Die Anschwellung wird von Garnault als vésicule glandulaire bezeichnet.

Das Vas deferens, das sich von dem Hodencanal scharf absetzt, hat eine Bindegewebshülle mit Muskelfasernetz, innen mit Pflasterepithel. Die Spermatozoen sind hierin äusserst gedrängt, denn noch ist kein Drüsensecret beigemischt. In der verengten Stelle werden die Muskeln zu einem kräftigen Sphincter umgewandelt; das Epithel wird cylindrisch, an der Uebergangsstelle nicht wimpernd, weiterhin mit Cilien. Wahr-

Digitized by Google

scheinlich wird der Sphincter bloss bei der Copula geöffnet; denn man findet das Sperma niemals auf der distalen Seite. Das Epithel der birnförmigen Anschwellung, in der sich selbst bei Thieren, die in der Copula gefangen waren, kein Sperma befindet, wimpert durchweg. Die Epithelunterschiede in der grauen und weissen Partie sind genau dieselben wie in den entsprechenden weiblichen Abschnitten, ja in dem distalen, weisslichen Theile finden sich dieselben Calottenzellen.

Die vollkommene Homologie dieser Gebilde in beiden Geschlechtern kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Die Längsfalten enthalten lacunäre Räume, die mit ähnlichen Sinus unter der umhüllenden Bindegewebsmembran communiciren. Das Organ ist also gut mit Blut versorgt. Durch das Vas efferens dürfte das Sperma schnell hindurchgleiten, denn es ist sehr musculös, und das Cylinderepithel trägt lange, kräftige Cilien. Der Penis, für gewöhnlich in der Athemhöhle versteckt, kann auf 2 cm Länge gedehnt werden, wobei das Vas deferens noch immer geschlängelt verläuft. Er baut sich hauptsächlich aus Ring- und Längsmuskeln auf, mit Lacunen dazwischen; dazu kommen feine, elastische Fasern, wie solche auch dem oberen Samenleiter eigen sind. Sie sind die Ausläufer von Bindegewebszellen. Nur die solide Spitze über der Oeffnung ist ohne Lacunen, dicht musculös, noch mit radiären Fasern; auch für sich allein beweglich. Der Penis hat im Innern einen Nervenplexus mit vielen Ganglien. Das Epithel ist reich an Sinnezellen. Er ist braun, nur die Spitze hell. Denn das Pigment ist subepithelial an die Blutlacunen gebunden.

Es leuchtet ohne Weiteres ein, dass die männlichen und weiblichen Organe bis in die Einzelheiten übereinstimmen, dass aber an den männlichen der distale Theil des Samenleiters mit dem Penis ein accessorischer Theil ist, der dem Weibchen fehlt.

Die Gastropoden des Tanganyika.

Moore (Quarterly journ. of micr. sc. 41 u. 42) verdanken wir die Bearbeitung einer Anzahl Schnecken von dem afrikanischen See, die zwar im Allgemeinen sich den übrigen anschliessen, aber auch manche Besonderheiten zeigen.

Bei *Tiphobia* sind Oviduct und Samenleiter gleich stark aufgewunden. Beide erinnern durch deren endständige Erweiterung innerhalb der Mantelhöhle an Cyclostoma. Aber die weibliche Auftreibung dient als Uterus, in welchem die Eier sich entwickeln. Die Schnecke ist ovovivipar. Die Uteruswände sind so dünn, dass die grünen Dotter im Leben durch die transparente Schale hindurchschimmern. Nach den Abbildungen zu schliessen, liegen sie in mehreren Strängen nebeneinander. Die Erweiterung hat beim Männchen im Innern derbe Längsfalten. Man hätte also anzunehmen, dass der distale Apparat, der bei Cyclostoma zum Penis führt, bei Tiphobia fehlt. Dafür liegt in der Kiemenhöhle neben jener

Digitized by Google

Erweiterung ein muskulöser Blindschlauch, der sich zusammen mit dem männlichen Schlauch öffnet und von Moore als Penis gedeutet wird.

Nassopsis (nach E. Smith = Lavigeria) schliesst sich an, doch fehlt der Penis, und Ei- und Samenleiter verlaufen beinahe gestreckt.

Bythoceras hat in beiden Geschlechtern noch mehr Uebereinstimmung, die Gänge sind gestreckt, unten beide erweitert.

Spekia ist ähnlich, doch die männliche Oeffnung liegt oben in der Kiemenhöhle und setzt sich in eine von einer überhängenden Falte verdeckte Samenrinne fort.

Tanganyikia hat die Rinne in beiden Geschlechtern (vergl. u. Strombus), doch in ungleicher Entwicklung. Das Vas deferens, wenig gewunden, kann sich unterhalb des Genitalporus in eine Samenrinne fortsetzen, doch kann sie auch fehlen. Der Oviduct, der ganz gestreckt verläuft, geht in eine Rinne über, die weiter nach vorn rückt bis nahezu unter das Auge. Hier findet sich ein neuer Porus, der durch einen Gang nach links hinüberführt in eine weite Bruttasche, die während der Tragzeit den Nacken links vorwulstet. Es liegt wohl nahe, in dieser Bruttasche ursprünglich ein Receptaculum seminis zu vermuthen, in welches bei der Copula (ohne Penis) das Sperma und nachher durch die weibliche Rinne die Eier gebracht werden, um dort nach erfolgter Befruchtung ihre Entwicklung durchzumachen. Moore fand ganz ähnliche Verhältnisse auch bei *Melania episcopalis* Lea, nur dass hier die Bruttasche sich nicht nach links hinüber ausdehnt, sondern eine mediane Lage einnimmt. Eine weibliche Genitalrinne war schliesslich auch bei Littorinen nachweisbar, wie denn manche Littorinen auch ovovivipar sind und die Jungen zunächst in die Kiemenhöhle aufnehmen (Jeffreys. Brit. Conchology.).

Longicommissurate Neotänioglossen.

Die Neotänioglossen bieten ein besonderes Interesse insofern, als zwar ein gewisser gemeinsamer Bauplan der Genitalien vorhanden ist, als sich aber im Einzelnen Doliiden und Tritoniden den Strombiden gegenüberstellen, während andererseits die Strombiden mit den Heteropoden eng zusammengehören, ein Zug, der von Bedeutung sein kann für die Phylogenie.

Der männliche Apparat ist bei allen Neotänioglossen (XLIV, 10—12) sehr gleichförmig nach Haller (1410, IV). Die Hodencanälchen sammeln sich in zwei Schläuche, die weiterhin zu einem langen Vas deferens zusammentreten; es schlängelt sich wie der Zwittergang eines Pulmonaten und läuft dann gestreckt zur Samen- oder Flimmerrinne.

Der weibliche Apparat ist bei Tritoniden und Doliiden (*Ranella*, *Triton*, *Cassidaria*) einfach gebaut. Aus dem Ovar zieht ein kurzer, enger Oviduct zu einem Drüsenschlauch (Uterus), in den er bald am proximalen Ende, bald etwas unterhalb eines Blindsacks eintritt. Die drüsigen Wände des Uterus können den ganzen Umfang des Schlauches bilden oder dem

Digitized by Google

Oviduct mehr seitlich ansitzen. Nachdem der Oviduct sich zur Vagina verengt hat, trägt er noch ein drüsiges Organ von keulenförmiger oder cylindrischer Gestalt, ein Receptaculum seminis.

Bei den Strombiden *(Strombus* und *Rostellaria)* wird die Sache complicirter (XLV,.1, 2). Der Oviduct zerfällt in zwei Hälften, eine enge, proximale und eine etwas weitere, drüsige, distale. Diese geht in einen ziemlich langen Drüsenschlauch über, der vermuthlich als Scheide dient. Sie setzt sich proximal in einen mehr oder weniger langen Blindschlauch fort. Wesentlich ist, dass an der Uebergangsstelle zwischen Oviduct und Scheide noch zwei Blindschläuche sich öffnen, die Haller als Uterusdrüsen auffasst. Der eine, langcylindrische hat wohl als Eiweissdrüse zu gelten, der andere, kleine, mehr keulenförmige als Receptaculum (womit, nebenbei gesagt, Anklänge an *Paludina* gegeben sind, wenn man von dem Blindschlauch der Scheide abstrahirt). Die Scheide öffnet sich in eine Rinne, welche bis zum rechten Ende des Propodiums herabzieht, daher wohl anzunehmen ist, dass dieser Fusstheil, zum Kriechen nicht mehr befähigt, bei der Eiablage in Thätigkeit tritt.

Heteropoden.

Hier knüpfen nun die Heteropoden an.

Die weiblichen Organe entsprechen denen der Strombiden vollkommen, nur der Blindschlauch der Scheide fällt weg, und die einzelnen Theile verkürzen sich. Der Eierstock, hinten im Nucleus, setzt sich aus vielen Läppchen zusammen. Der kurze Oviduct erweitert sich unten zur Vagina, an der Grenze sitzt eine grosse, lamellöse Eiweissdrüse und ein dünnhäutiges, blasenartiges, meist mit Spermatozoen strotzend gefülltes Receptaculum seminis. Oviduct, Receptaculum und z. Th. auch die Vagina haben Flimmerepithel.

Der Hoden besteht aus vielen, strahlig geordneten, oft dichotomisch verzweigten Läppchen, aus wenigen bei den Atlanten. Das musculöse, flimmernde, oft pigmentirte *Vas deferens* verläuft geschlängelt oder aufgewunden; bei *Atlanta* schwillt es in der Mitte spindelförmig auf und trägt nahe der Mündung am Grunde der Kiemenhöhle eine Anhangsdrüse, die den übrigen fehlt. Die Samen- oder Flimmerrinne führt dann zum musculösen, mit dem Gallertgewebe der Haut erfüllten Penis, der oft tiefer gespalten ist, dabei von verschiedener Länge, S-förmig, cylindrisch oder am Ende dreilappig oder tellerförmig. Als eine Neuerwerbung muss der von Gegenbaur als Drüsenruthe bezeichnete Anhang betrachtet werden, in den die Leibeshöhle eindringt. Man kann vielleicht an die Nebendrüse von *Natica* denken. Der am Ende sich öffnende Drüsenschlauch hat wohl die Bedeutung eines Haftorgans bei der Copula, das bei dem Spiel der Wellen sich nöthig machen dürfte.

Digitized by Google

Stenoglossen.

Von den höheren Monotocardien ist nicht allzuviel bekannt. Bei den Harpiden scheint das Vas deferens nach Bergh aufgeknäuelt zu sein. Es öffnet sich entweder in einen dem weiblichen entsprechenden männlichen Porus, von dem eine äussere Samenrinne zum Penis und an diesem hinauf zieht, oder bleibt ein bis zur Penisspitze geschlossener Canal. Aus dem Ovar scheint ein kurzer Oviduct zu einem gewaltigen Drüsenschlauch zu führen, der links die gelbliche Schleimdrüse trägt, rechts aber sich stark aufwindet als graue Eiweissdrüse, wenn anders die Bezeichnungen physiologisch exact sind. Am Ende ein mit Spermatozoen erfülltes Receptaculum.

Buccinum hat einen geschlossenen, sehr langen Samenleiter, der, etwas verdickt, sich in dem grossen Penis stark schlängelt.

Ueber andere Rhachiglossen hat Haller berichtet (1410). Bei *Conchol epas* (XLV, 3, 4) erscheint der grosse Hode, der wie gewöhnlich den hinteren Theil des Eingeweidesackes einnimmt, von weisslichen Partien durchbrochen. Sie sind nichts anderes als Theile des sehr langen Samenleiters, der hier, bei der verkürzten Form, sich central im Testikel aufknäuelt. Der Hode besteht aus unverzweigten Tubulis. Von der männlichen Geschlechtsöffnung führt eine Samenrinne zum Penis, trotz der anscheinenden Sessilität des Thieres. Das Ovar hat ebenfalls tubulösen Bau. Die Eiröhren sitzen dem dendritisch verzweigten Anfange des Eileiters an, der wenigstens eine Windung bildet und dann in den weiten Uterus übergeht. Auf halbem Wege sitzt ihm eine ziemlich kleine, rundliche Aussackung an, von der nicht entschieden wurde, ob sie ein Receptaculum oder eine Eiweissdrüse bedeutet. Zuletzt folgt der enorme Uterus, dessen gewaltiger Umfang, bei engem Lumen, auf der drüsigen Ausbildung der Wände beruht; und zwar scheidet sich die Drüsenmasse scharf in eine weisse und eine gelbe. Die gelbe nimmt die Seitentheile des Schlauchs ein, die weisse umfasst ringförmig das ganze Rohr, dringt aber nur dorsal und ventral bis zum Lumen vor. Abweichungen vom Schema bedingen es im proximalen Uterusabschnitt, dass das Ei beim Herabgleiten zunächst nur mit der weissen Drüsenmasse in Berührung tritt, und zwar bei *Monoceras* auf noch längere Zeit als bei *Concholepas* und *Murex;* am distalen Ende lassen sie eine Nische zur Ausbildung kommen, die möglicherweise als Begattungstasche dient.

Für die Coniden sind wir auf Bergh angewiesen (l. c.), von den älteren französischen Reisewerken abgesehen. Das Vas deferens verläuft hier, wenig geschlängelt, als geschlossener Schlauch bis zur Spitze des Penis (XLV, 5). Es kann in mittlerer Länge ein oder zwei Mal ampullenartig anschwellen. Vom weiblichen Apparat sind nur die Endwege bekannt, ohne dass es möglich wäre, die fragmentarischen Zeichnungen zu einem Bilde zu combiniren. Am proximalen Ende des Drüsenschlauchs („Schleimdrüse" Bergh) sitzt oben quer herüber, etwa sattelartig, ein

Digitized by Google

röthliches, lamellöses Organ von räthselhafter Bedeutung. Es geht unten in eine Rinne von gleicher Farbe über, die den Boden des Drüsenschlauchs bildet und sich bis zur Genitalöffnung verfolgen lässt. Das Organ ist von wabig-drüsigem Bau, so zwar, dass die Wände bis zur völligen Unterdrückung des Lumens fest aneinander liegen. Am Ende des Drüsenschlauchs findet sich noch ein kurzes, drüsiges Receptaculum, dessen Blindsack gegen den Ausführgang knieartig zurückgeschlagen zu sein pflegt. Versucht man die Verhältnisse der Toxo- und Rhachiglossen auf einander zu beziehen, so muss man wohl das rothbraune Organ von *Conus* der weissen Drüse von *Concholepas* an die Seite setzen, und nicht der gelben. Hier herrschen noch Unklarheiten.

4. Zwitterformen.

Der Hermaphroditismus tritt scheinbar sprungweise auf; er beschränkt sich bald auf die kleine Drüse, bald ergreift er das ganze Genitalsystem. Gelegentlich kommt er vor in der Gonade von Ampullarien wie bei Patellen, er scheint zur Regel zu werden bei den Schmarotzern, denen alle Anhangs- und Copulationsorgane fehlen; ähnlich dürfte es sich bei den Acmaeiden verhalten, bei den Valvatiden betrifft er, soweit bekannt, die ganze Gattung und Familie, die hier zusammenfallen, bei den Lamellariiden hat ihn Bergh für einige Genera, *Onchidiopsis* und *Marsenina*, nachgewiesen. Dass er vermuthlich viel weiter verbreitet ist, wird im Schlussabschnitt dieses Capitels zu zeigen versucht werden. Hier beschränke ich mich auf die feststehenden Einzelheiten.

Lamellariiden (XLV, 6).

Pelseneer*) giebt eine zusammenhängende Darstellung der Geschlechtswerkzeuge von *Onchidiopsis groenlandica*. An die Zwitterdrüse schliesst sich der Zwittergang, dem ein Knäuel büschelförmiger Schläuche ansitzt. Pelseneer deutet sie als Vesicula seminalis. Weiter unten theilt sich der Gang in einen kurzen Oviduct und ein langes Vas deferens. Der Oviduct trägt proximal ein grosses Receptaculum seminis, das als Begattungstasche dient, distal eine mächtige Schleimdrüse. Dem Samenleiter sitzt gleich nach der Trennung vom Zwittergang eine gut umschlossene Prostata an; er tritt endlich in den Penis ein, den er durchsetzt. Die Zwitterdrüse besteht aus gegabelten Blindschläuchen. Die Blindenden erzeugen die Eier, die Gänge darunter das Sperma, doch so, dass die Trennung nicht allzu scharf erscheint.

*) P. Pelseneer. Hermaphroditismen in Mollusca. Quart. Journ. of micr. sc. XXXVII. 1894.

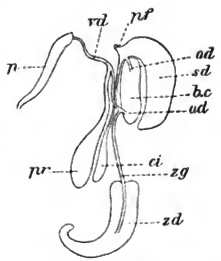
Digitized by Google

Valvata.

Die früheren Darstellungen von Lehmann und Moquin-Tandon sind durch Garnault und endlich durch Bernard verbessert und berichtigt worden, wobei jedoch zwischen den letzteren beiden noch keine völlige Uebereinstimmung herrscht. Doch dürfte Bernard's Schilderung als die genaueste in erster Linie zu berücksichtigen sein.

Die Zwitterdrüse liegt in der Spitze der Spira. Der Zwittergang ist ohne Appendix irgend welcher Art. Nach einer Theilung zieht das Vas deferens zum Penis, wobei es in halber Höhe eine schlanke, mit langem Gange versehene Prostata trägt. Der Eileiter tritt sogleich in einen weiten, unten wieder verengten Abschnitt ein, der als Begattungstasche gedeutet wird. Ein eigentliches Receptaculum seminis fehlt. Unten, nahe der weiblichen Oeffnung, sitzen noch zwei Säcke an; ein schlanker von der Form der Prostata soll die Eiweissdrüse sein, ein weiterer, ungestielter die Schalendrüse. Garnault hatte eine secundäre Verbindung zwischen dem Vas deferens und der Begattungstasche angenommen, welche letztere zudem von dem engen Oviduct in ganzer Länge abgespalten sein sollte. Die Communicätion würde Selbstbefruchtung ermöglichen; doch scheint eine solche schon bei der freien Lebensweise der Art, deren Individuen keineswegs vereinzelt auftreten, überflüssig.

Fig. 144.



Zwitterapparat von *Valvata piscinalis*.

b.c Bursa copulatrix. *ei* Eiweissdrüse. *od* Oviduct. *p* Penis. *p.f* weibliche Geschlechtsöffnung. *pr* Prostata. *sd* Schalendrüse. *vd* Samenleiter. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.
Nach Bernard.

In der Zwitterdrüse entwickeln sich die Eier, wie bei *Onchidiopsis*, mehr peripherisch, die Spermatozoen mehr central. Die Eier sollen, in ihrer Entwickelung durch Bindegewebe getrennt, eine Art Follikel erhalten, aus protoplasmatischen, verzweigten Bindegewebszellen gebildet. Doch hat wohl die Umhüllung nur Bedeutung, solange sie in der Gonade verweilen. In der Schalendrüse erhalten die Eier eine gemeinsame Kapsel, vielleicht aber auch die einzelne Eischale.

Docoglossen.

Bei *Patella* ist Hermaphroditismus gelegentlich beobachtet worden von Gemmill*). Willcox fragt aber, ob nicht eine erneuerte Untersuchung ein rasch vorübergehendes Zwitterstadium als Regel erweisen

*) Gemmill, On some cases of hermaphroditism in the Limpet. Anat. Anz. XII, 1896.

**) s. pag. 626. v. Martens und Thiele, Die beschalten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—99. B. Thiele, Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden. (Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. VII, 1903.)

Digitized by Google

würde, nach dem Beispiel von *Acmaea*. Für diese hat er gezeigt, dass die Gonade zunächst als Hode fungirt, dann folgt ein kurzer Zwitterzustand, und zuletzt ist sie rein weiblich. Dem entsprechend erscheinen die meisten Exemplare, die man untersucht, als rein männlich oder weiblich; und ohne Kenntniss des kurz dauernden Zwischenstadiums würde man die Form als diöcisch ansprechen. Die Drüse besteht aus ca. 20 Lappen, die vorn links unten in der Leibeshöhle liegen und sich nach hinten ausdehnen, schliesslich unter starker Anschwellung. Die Lappen sind durch das die Drüse umhüllende Bindegewebe getrennt. Einer der vorderen ragt als Papille gegen und in das Nephridium vor, dicht hinter dem Herzen, nur ist die Papille beim Männchen nach vorn, beim Weibchen nach hinten gerichtet. Eine offene Communication zwischen Gonade und Nephridium wurde dagegen nicht beobachtet, und wenn sie sich, wie zu vermuthen, durch Dehiscenz bildet, dann ist es noch nicht ausgemacht, ob sie für die Entleerung des Spermas und später der Eier in genau gleicher Weise entsteht. Unsicher bleibt, ob sich unter den grösseren Zellen des anfänglichen Hodenstadiums, den Spermatogonien, bereits junge Eier finden. Beim Zwitterstadium finden sich die Eier am Boden, darüber die Spermatozoen; schliesslich ist die Gonade nur noch ein von dünnen Bindegewebszügen durchsetzter Eihaufen, und man kann wohl die Frage aufwerfen, ob ein solches Thier einen zweiten Brunstcyclus durchzumachen im Stande ist oder nach der Eiablage zu Grunde geht, also einjährig bleibt.

Rhipidoglossen.

Thiele beschreibt soeben den Hermaphroditismus zweier *Cocculina*-Arten**). Bei diesen Formen, die nach der Anatomie den Neritiden nahe stehen sollen, hat das rechte Tentakel die Gestalt des gleichen Organs der männlichen *Paludina*, d. h. es trägt unterhalb der Endgeissel eine Anschwellung, die allerdings nicht durchbohrt, sondern nur mit einer Rinne versehen ist, ohne weiteren Zusammenhang mit dem Genitalporus, der hinten in der Mantelhöhle liegt. Die Gonade liegt ganz hinten in der Leibeshöhle. Im Gegensatz zu anderen Formen (s. o.) findet sich das Sperma mit den Spermamutterzellen peripherisch, die Eier dagegen central; doch klärt sich die scheinbare Abnormität wohl dadurch auf, dass die Eier auf vorspringenden Falten sitzen, wahrscheinlich im Interesse einer gesteigerten Blutzufuhr. Bei *Cocculina laevis* hat eine auffällige Trennung statt: der hintere Abschnitt der Gonade ist rein weiblich, das Sperma aber wird erzeugt in kleinen Läppchen, welche am Uebergange in den Geschlechtsgang ansitzen und vom Rücken her durchscheinen. Der Geschlechtsgang geht an der Innenseite des rechten Schalenmuskels entlang (die Schalenmusculatur gleicht der von *Patella*), das proximale Ende wimpert bei *C. radiata*, nachher wird die Wand drüsig; sie bildet noch in der Körpermitte nach links zu eine blindsackartige, mit Sperma gefüllte Aussackung, welche Thiele als Receptaculum seminis deutet. Der

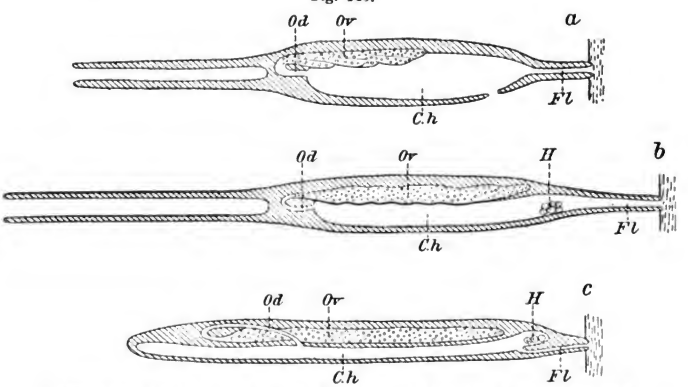
Digitized by Google

Genitalporus liegt auf einer dorsoventral zusammengedrückten Papille unter der Niere. Bei *C. laevis* ist die Wand am rechten Schalenmuskel drüsig. Das Receptaculum liegt ganz links, von dem Genitalporus getrennt, was Thiele dadurch zu erklären sucht, dass er den ganzen hinteren Theil der Mantelhöhle als breit spaltförmige Geschlechtsöffnung auffasst. Man kann sich nicht eben leicht vorstellen, wie der Penis zum Receptaculum gelangen soll.

Schmarotzer (Eulimiden).

Wir haben kürzlich zwei neue Parasiten aus Holothurien kennen gelernt, die auf die früher geschilderten neues Licht werfen. W. Voigt meldet einen neuen *Entocolax*, von dem die Genitalorgane — ob monöcisch oder diöcisch — noch fraglich sind.

Fig. 145.



Schematische Längsschnitte von: a) Entocolax. b) Entoconcha c) Enteroxenos.

Ch Centralhöhle. *Fl* Flimmercanal im Befestigungsstiele. *H* Hoden. *Od* Oviduct. *Ov* Ovar. Nach Bonnevie.

Die Eier werden nicht durch Platzen des Ovars frei, sondern sie werden durch den Oviduct in die Scheinmantelhöhle entleert, wobei sie von dem Secret der Schleimzellen, die im Uterus neben Wimperzellen vorkommen, zu Gruppen von 5—10 vereinigt werden. Da sich, auch im Receptaculum seminis, keine Spur von Spermatozoen fand, so ist die eingetretene Entwickelung der Eier wahrscheinlich parthenogenetisch entstanden.

Wenn hier bei der Seltenheit des 3 cm langen Thieres noch Unklarheiten bleiben, so ist der *Enteroxenos*, den Kristine Bonnevie*) beschreibt,

*) Kristine Bonnevie, Enteroxenos oestergreni, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode. Zool. Jahrb. Abthlg. f. Anat. und Ontogonie. XV. 1902.

Digitized by Google

nicht nur an der norwegischen Küste in *Stichopus trunculus* ziemlich häufig und erreicht eine Länge von 15 cm. Die schlauchartigen Schmarotzer sitzen in der Regel im Wirth am vordersten Theile des Darmcanales, der auf Reiz nicht mit ausgeworfen wird; gelegentlich auch an den Wasserlungen oder am Oviduct. Die normale Form ist cylindrisch, mit einem kurzen Stiel in der Darmwand, am anderen Ende blind geschlossen. Ganz grosse Thiere zeigen wohl beliebige blasige Auftreibungen, auf welche auch die Form von *Entocolax* zurückgeführt wird. Solche Schnecken sind denn nur noch mit einem dünnen Stiele schwach befestigt oder liegen frei in der Leibeshöhle des Wirthes. Die Geschlechtsreife tritt bei einer Länge von 6—8 cm ein. Das ganze Thier sitzt so in der Darmwand, dass es einen engen Ueberzug hat von dem Endothel der Holothurie, so dicht und gleichmässig, dass man ihn zuerst für einen Theil der Schneckenhaut halten muss.

Der Stiel ist von einem Flimmercanal, der einzigen Verbindung mit der Aussenwelt durchbohrt, und der führt in die Centralhöhle, die nur für die Geschlechtsproducte da zu sein scheint. In der Wand liegt der lange Eierstock mit vielen Aussackungen; er mündet hinten durch einen gewundenen Oviduct in die Centralhöhle. Vorn liegt der Hode, ohne Ausführgang. Die Spermatozoen werden entweder durch Dehiscenz frei, oder — wahrscheinlich — sie durchbohren einzeln die dünne Hodenwand.

Der Oviduct trägt ein hohes Epithel, das zur Zeit der Geschlechtsreife starke Schleimabsonderung zeigt, dazwischen Stützzellen, nach der Oeffnung zu ein einfaches Flimmerepithel.

Bonnevie macht es wahrscheinlich, dass auch *Entoconcha* eine ähnliche Zwitteranlage hat, während sich für *Entocolax* bisher keine Anhaltspuncte finden. Von ihm sind nur Weibchen bekannt.

Hierzu kommt schliesslich als allerjüngste Form *Entosiphon deimatis*, welche R. Koehler und C. Vaney*) als Parasiten in einer Tiefseeholothurie beschreiben. Die Schnecke ähnelt *Entocolax*, hat aber noch einen spiraligen Eingeweidesack und ein ziemlich entwickeltes Nervensystem. Sie ist hermaphroditisch, wie *Entoconcha* etc.

5. Secundäre Geschlechtscharactere. Begattung.

Secundäre Geschlechtscharactere, die über Penis und Samenrinne oder die stärkere Anschwellung an der weiblichen Genitalöffnung hinausgehen, sind selten beobachtet worden. Dass der Rest der Kriechsohle, der Saugnapf der Heteropoden, beim Männchen wenigstens regelmässiger erhalten ist, als beim Weibchen, wurde oben bemerkt. Sonst sind Fälle bekannt, in denen die Männchen an Grösse zurückbleiben und zu Zwergbildung neigen.

*) Revue suisse zool. XI. 1903. Die Verfasser stellen das Thier neben *Mucronalia* und *Stylifer*, wahrscheinlich auch *Entocolax*, in die Familie der Eulimiden, so gut wie *Entoconcha*. Der Scheinmantel dürfte eine Erweiterung des Kopfes sein in der oberen Gegend des Rüssels.

Digitized by Google

So hat *Buccinum* an englischer Felsenküste kleine Männchen, die angeblich besser geeignet sind, die in den Gesteinsritzen sitzenden Weibchen aufzusuchen.

Von der verwandten *Concholepas* giebt Haller an, dass die grössten Exemplare immer weiblich waren. Für jene Docoglossen, die anfangs als Männchen, dann als Weibchen fungiren, versteht sich ein solches Grössenverhältniss von selbst.

Für *Paludina* finden sich verschiedene Angaben, wonach die Männchen kleiner bleiben (Moquin-Tandon u. a.), ebenso für *Rissoa* und *Barleeia* (Jeffreys). Bisweilen ist dabei die Schale des Weibchens gewölbter, so bei *Trochus helicinus*, bei *Hydrobia ulvae* ist sie gekielt, die des kleineren Männchens nicht; auch bei *Littorina obtusata* hat das kleinere Männchen eine spitzere Schale (Jeffreys). Der Unterschied in der Grösse wird sehr beträchtlich bei *Lacuna pallidula de Costa*, wo die Weibchen nach Pelseneer*) im Durchschnitt 10 mal so schwer werden, als die Männchen. Diese scheinen an Zahl stark zu überwiegen, etwa auf das Doppelte. Man findet meist mehrere auf der weiblichen Schale sitzend.

Auch von *Crepidula* beschreibt Conklin Zwergmännchen, und zwar ist bei *Cr. plana* das Weibchen sechzehn, bei *Cr. aduncа* acht, bei *Cr. convexa* fünf und bei *Cr. fornicata* $^4/_3$ mal so gross als das Männchen. Das Männchen ist frei beweglich, das Weibchen sitzt fest. Das Weibchen wird wahrscheinlich nur einmal im Leben begattet. Die Spermatozoen stellen sich im Receptaculum mit den Köpfen gegen die Wand, gerade wie in der männlichen Samenblase, vermuthlich weil sie vom Epithel der Blase ernährt werden. Sie scheinen sparsam verbraucht zu werden und im Receptaculum sehr lang lebensfähig zu bleiben, so dass sie für mehrere Brutperioden ausreichen. Ueber die Deutung dieser Thatsachen s. u.

Am auffallendsten vielleicht verhält sich in dieser Hinsicht die oben erwähnte malaiische *Navicella*. In der mir vorliegenden Serie sind alle kleinen Exemplare männlich, alle grösseren weiblich, und zwar so, dass das jüngste Weibchen nur wenig grösser ist als das grösste Männchen. Der Längsdurchmesser des Peristoms bei den männlichen Schalen schwankt zwischen 12,5 und 17,5 mm, der der weiblichen zwischen 17,5 und 26 mm. Den nahe liegenden Schluss, dass die Thiere anfangs männlich sind, nach der Begattung aber ihren Penis verlieren und weiblich werden, wage ich ohne genaue Durcharbeitung noch nicht zu ziehen, so wichtig er wegen der primitiven Stellung der Neritiden sein würde.

Bei *Crepidula nana* fand Conklin in der Schale einen Geschlechtsunterschied; sie ist beim Männchen rundlicher und hat einen schärfer zugespitzten Apex als beim Weibchen. Man kann daran die Männchen

*) P. Pelseneer. Sur l'exagération du dimorphisme sexuel chez un Gastropode marin (Journ. de Conchyl. L. 1902).

Digitized by Google

ohne Weiteres von jungen Weibchen unterscheiden. Oft aber hat der ältere Theil einer Schale männlichen, der später gebildete weiblichen Charakter. In solchen Fällen ist der Penis gewöhnlich sehr klein und manchmal so gut wie verschwunden. In solchen Fällen waren weder männliche noch weibliche Zeugungsstoffe gebildet. Gleichwohl gelang es Conklin nicht, aus diesem Verhalten proterandrischen Hermaphroditismus nachzuweisen.

Bei *Fissurella* sind die Männchen, namentlich in der Brunstzeit, nach Boutan lebhafter gefärbt als die Weibchen, auch ist der Hoden rosa, der Eierstock schwarz oder grünlich.

Wo der Penis fehlt, wird das Sperma frei ins Seewasser ergossen, vermuthlich auf einen vom anwesenden Weibchen ausgehenden chemotactischen Reiz.

Doch ist ein solcher nicht immer nöthig. Bei *Fissurella* sah Boutan die Spermaentleerung auch bei Abwesenheit der Weibchen auf verschiedene Reize hin vor sich gehen, Berührung, Temperaturänderung u. dergl. Uebrigens wird hier das Sperma durch das apicale Loch der Schale ergossen, während die Eier durch die Kiemenhöhle nach unten wandern und am Nacken heraustreten. (Weiteres s. u. unter Eiablage.) Bei sessilen Formen mit innerer Befruchtung, wie *Vermetus*, muss wohl das frei ins Meer ergossene Sperma durch Chemotaxis in die Vulva geleitet werden.

Bei vorhandener Ruthe wird die Copula als selbstverständlich anzunehmen sein; doch sind wir in der Kenntniss des Verhaltens der Thiere beim Begattungsakt wenig vorgedrungen. Aus eigner Erfahrung kann ich für unsere Landformen ein sehr verschiedenes Verhalten angeben. Bei *Pomatias* besteigt das Männchen die Schale des Weibchens, so dass beide Schalen einander parallel nach unten gerichtet sind, ähnlich wie sich Clausilien in der Copula benehmen. Das Männchen, das wohl immer vom Weibchen getragen wird, sitzt etwas nach rechts und führt den grossen Penis in dessen Athemhöhle ein. Ganz anders verhält sich das scheue *Cyclostoma*. Die Thiere bleiben ganz und gar in ihren Gehäusen und legen sich in entgegengesetzter Richtung, also unter einem Winkel von 180°, aneinander, so dass Peristom auf Peristom passt. Man sieht nur die Schalen, und erst wenn man sie auseinanderzieht, bemerkt man den von dem einen Thier in die Athemhöhle des anderen herüberziehenden Penis. Die meisten Formen dürften sich wie *Pomatias* benehmen. Bei *Marginella laevis* blieb ein Paar 7 bis 8 Stunden lang vereinigt, bis es getödtet wurde (Jeffreys).

Gelegentlich wurden verschiedene Arten mit einander in Copula beobachtet, so *Littorina cudis* mit *L. obtusata*, doch ohne dass Kreuzungsprodukte festgestellt wären.

Der Same scheint stets als freie Flüssigkeit, ohne Spermatophorenbildung, ergossen zu werden.

Digitized by Google

6. Eier. Brutpflege. Laichbildung. Eiablage. Befruchtung im Seewasser.

Wenige Formen sind vivipar, in erster Linie als Familie die Paludinen, sowie *Tiphobia* und *Tanganyikia* (s. o.), dazu sporadisch einige Melanien, Littorinen, Janthinen (Forskål) und *Cymba Neptuni*. Solche Melanien des Brackwassers (nach Gaimard und Quoy, genauer nach Semper) haben gleich grosse Larven, daher kleine Arten wenig, grosse sehr viele in ihrem Uterus beherbergen, Larven, die das ächte Veligerstadium durchmachen und dann nach der Metamorphose als junge Schnecken vom Habitus der alten geboren werden. Bei den mächtigen *Cymba Neptuni*, von 7 bis 8 Pfund, fand Adanson im April und Mai vier oder fünf Junge im Uterus, deren Schale bei der Geburt bereits einen Zoll lang war. Er vermuthet eine noch länger andauernde Brutpflege, da er wiederholt Thiere fand, die ihre fünf Jungen, deren Schale schon anderthalb Zoll mass, in den Falten des Fusses mit sich trugen. Vor Jahrzehnten zeigte mir eine Turritellagustrale, die wir auf Sandstein der Länge nach anschliffen, eine Anzahl Junge, bis weit nach der Spitze hinauf, so zwar, dass unten die grösste, oben die kleinste Schale lag, wie im Nädelchen. Die jungen Schalen lagen nicht in der Seele der alten, in welchem Falle sie herausgeglitten wären, sondern standen unter einem bestimmten Winkel schräg zur Spindel, so dass sie mit der Mündung und Spitze die Innenseite der alten Schale berührten und dadurch in ihrer Lage erhalten wurden. Hier liegt eine entschiedene Parallele zu *Paludina* vor, nur mit weit längerem Uterus.

Eine Art von Brutpflege findet sich auch bei *Vermetus*, wo die Eicocons in der Schale nahe der Mündung befestigt werden nach Lacaze-Duthiers (1423), bei *Crepidula* und anderen Capuliden, wo die festsitzende Mutter die Eikapseln, die denn auch besonders zart sind, auf der Unterlage unter der Schale ablegt oder sie mit dem Fusse bedeckt. Freilich kann man hier wohl insofern kaum von Brutpflege reden, als sich, wie bei *Janthina* (s. u.). die Art der Unterbringung aus der sessilen Lebensweise erklärt.

Eine wahre Brutpflege scheint nach Lo Bianco den Cypräen zuzukommen. Hier bedeckt die Mutter mit ihrem Fusse die Eier, die sie an versteckter Stelle abgelegt hat (s. u.), allerdings ohne dass wir den Zweck kennen. Die Heteropoden tragen z. T. ihre Eierschnüre mit sich herum.

Unter den abgelegten Eiern kann man zwei Kategorien unterscheiden. Die eine umfasst die Eier, die entweder einzeln abgelegt werden oder durch Schleimmassen zu einem Laich zusammengehalten werden, ähnlich dem der Basommatophoren, bei der anderen handelt es sich um feste Cocons oder Eikapseln, die meist zahlreiche Eier umschliessen. Doch sind die Kategorien keineswegs in Uebereinstimmung mit dem System, sondern die Anpassungen können verschiedentlich wechseln.

Digitized by Google

a. Einzelne Eier und Gallertlaiche. Befruchtung.

Die erste Kategorie ist noch insofern die natürlichste, als zu ihr alle Scutibranchien gehören. Doch haben Littorinen so gut einen Haufenlaich (ponte agglomerée), als manche Arten von *Cyclostrema* und *Trochus*. Andere Species der letzteren Gattung legen die Eier einzeln ab. Eine genaue Beschreibung des Laichgeschäfts von *Trochus striatus* verdanken wir Robert. Der flache, blasse Laich von 2 bis 4 cm Länge und 1 bis 1,5 cm Breite entsteht, indem das Thier mit seinem Hinterende sich kaum um einige Millimeter von der Stelle bewegt, den Vorderkörper aber hin und her windet. Die rechte Epipodialfalte bildet dabei einen Sipho, aus dem Eier und Schleim herausquellen. Solche Gallertlaiche bilden die Gruppen *Ziziphinus* und *Calliostoma*, während die Subgenera *Gibbula* und wahrscheinlich *Trochocochlea* die Eier einzeln ablegen, von etwas Schleim umhüllt. Das Thier frisst während des Laichgeschäfts ruhig weiter und stösst von Zeit zu Zeit, wenn sich genügend Eier in der Athemhöhle angesammelt haben, diese in einem kräftigen Strahl heraus, der zugleich zerstreuend wirkt.

Fig. 146.

Trochus striatus in der Eiablage. Der Vorderkörper wird hin und hergewendet, wie links durch die punktirte Linie angedeutet ist.
Nach Robert.

Die Männchen bewegen sich anfangs etwas aufgeregt zwischen den Weibchen umher und entleeren heftig Sperma, nachher fressen auch sie ruhig weiter, wobei der Same continuirlich wie eine Rauchwolke hervorquillt.

Es mag hier eingefügt werden, dass sich die Eier und das Sperma von Patellen, welche die gleiche Befruchtung haben, nach Gemmill*) um so länger halten, je reifer das Thier war. Vier Stunden nach der Ablage gelingt die Befruchtung am besten, und es zeigen sich die wenigsten Fälle von Polyspermie. Von der neunten Stunde an tritt schnelles Absterben ein. Für die Spermatozoen wird ausserdem die Dauer der Lebensfähigkeit erhöht mit der Menge des Spermas, das sich im Wasser befindet, da die Spermaflüssigkeit ernährend wirkt.

Zwischen den einzeln abgelegten Eiern und dem Gallertlaich der Trochiden hält *Fissurella* die Mitte insofern, als jedes Ei seine kugelige Schleimhülle um sich hat. Die Hüllen haften nur an den Berührungspunkten miteinander, wie beim Froschlaich (XLIII, 4).

Auch die Heteropoden gehören hierher nach Fol und Gegenbaur. *Carinaria*, *Pterotrachea*, *Firoloides* bilden längere Schnüre, wo die Eier in einer Gallertmasse eingebettet sind; die Schnüre bleiben mit dem Ende

*) Journ. Anat Physiol. XXXIV. 1900. p. 163—181.

Digitized by Google

in der Genitalöffnung hängen und werden mit getragen. Die Atlantiden scheinen die Eier einzeln abzulegen.

Hierher ist wohl auch *Cerithium* zu rechnen, das seine Eier in Gallertschnüren ablegt (Lo Bianco), und vielleicht im Süsswasser *Bythinia*, wiewohl bei dieser kaum eine Schleimhülle auftritt. „Die Eier werden in ein- bis vierzeiligen Strängen an fremde Gegenstände befestigt, mit den letzteren anliegender flacher, nach aussen stehender convexer Oberfläche. Selten kommt es auch vor, dass die einzelnen Eier, statt in Wabenzellenform einander anzuliegen, kugelrund bleiben und nur lose aneinander hängen" (P. Sarasin). Das kleine Caecum hat einen langen, gewundenen Laich, der am Ende zwei Spiralenumgänge beschreibt (Jeffreys). Wie man solche Formen wohl schon den Eikapseln zurechnen kann, so erst recht die Eier, die zwar einzeln abgelegt werden, aber in irgendeiner abgeschlossenen, nicht kugligen Hülle stecken.

Der Laich von *Bythinella Dunkeri* wird nach Lauterborn an die Unterseite von Steinen, Holz etc. in stark fliessendem Wasser abgelegt. Die Eier sind von einer durchsichtigen Hülle umgeben, welche als knapp 1 mm im Durchmesser haltendes kreisrundes und etwas uhrglasförmig gewölbtes Schälchen sich durch milchweisse Farbe scharf von dem dunklen Untergrund der Steine abhebt (Lauterborn*).

Die amerikanische *Amnicola parata* hat einen ähnlichen Laich, wie *Paludestrina Taylori***). Das Ei steckt in einer halbkugligen hellen Kapsel, die auf einem Fremdkörper aufgeklebt ist und von einer verstärkten Leiste überzogen wird. Bei der kleinen *Jeffreysia* fand Jeffreys je zwei Eier in einer halbkugligen Gelatine, also wieder eine Annäherung an Coconbildung.

Andere Uebergänge zu solchem Laich s. u.

b. Eikapseln oder Cocons (XLVI, 6—24). Anzahl der Eier.

Die alte Eintheilung von Lund, die Keferstein wiedergiebt, hat höchstens taxonomisches Interesse. Sie ist allerdings geeignet, eine Uebersicht über die Mannigfaltigkeit zu geben.

Die erste Classe umfasst die zu unregelmässigen Massen vereinigten Eikapseln. Sie zerfällt in zwei Ordnungen: a) Capsulae cohaerentes, eine an der andern befestigt; hier ist wieder ein Unterschied zu machen, ob sich die Cocons durch eine Spalte oder durch ein rundes, mit einem häutigen Deckel verschliessbares Loch öffnen; b) Capsulae adhaerentes, die Kapseln getrennt, aber einer gemeinsamen Membran angeheftet, die wieder an der Unterlage haftet. Wiederum der Unterschied, ob sie sich durch eine Spalte oder durch ein rundes Loch mit Deckel öffnen. Unter den letzteren

*) R. Lauterborn. Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. Mittheilg. der Pollichia, naturw. Ver. der Rheinpfalz. 1904.

**) J. W. Jackson und F. Taylor. Observations on the habits and reproduction of Paludestrina Taylori. (Journ. of Conchology XI. 1904.)

Digitized by Google

sind wieder sessile und gestielte Formen zu trennen, wobei die ersteren, die sessiles, zugleich tubiformes sind, die letzteren aber, die petiolatae, in oviformes, cyathiformes und infundibuliformes zerlegt werden können. Die zweite Classe umfasst die Coconmassen von regelmässiger Gestalt, wieder mit zwei Ordnungen, a) Capsulae cohaerentes, eine Kapsel an der anderen, b) Capsulae adhaerentes, die Kapseln an einem gemeinsamen, als Basis dienenden Körper befestigt. In diesem Falle sitzen sie entweder um eine Axe herum, oder nur in einer Reihe an einer Längsseite, und unter denen kann man wieder sessile und gestielte unterscheiden.

Es wird leicht sein, die meisten der folgenden Beispiele entsprechend einzufügen, während andere kaum passen wollen.

Bei *Neritina* ist die rundliche Eikapsel mit der abgeplatteten Seite auf der Unterlage, oft einer Neritinenschale, befestigt und trennt sich später in zwei halbkugelige Hälften (Blochmann). *Buccinopsis dalei* legt nach Jeffreys bisweilen die flachen Eikapseln an die Unterseite der mütterlichen Schale. Die Cocons von *Buccinum undatum* sind kleine, rundliche, einige Millimeter haltende Körper, die an einer Stelle ein rundes Loch haben und zu tannenzapfenartigen Massen zusammengehäuft sind, indem die dem Loch gegenüber liegende Seite mit lappiger Verlängerung an einer anderen Kapsel ansitzt. Der Laich wird bisweilen von der Unterlage, Steinen, Muscheln etc., losgerissen und schwimmt dann auf dem Meere. Von *Nassa mutabilis* sind ähnliche, mehr becherförmige Cocons bekannt, die in einer Schicht angeordnet sind. *Nassa reticulata* legt sie einzeln ab. Aehnlich, wie bei *Buccinum*, nur unregelmässiger sind die flachen Kapseln von *Fusus antiquus* gruppirt. Bisweilen werden auf solche Weise colossale Packete erzeugt. *Fusus syracusanus* legt nach Lo Bianco scheibenförmige Kapseln von 5 mm Durchmesser auf den Mantel einer *Phallusia*, ebenso liegt *F. norvegicus* die Kapseln einzeln ab, wie gerade diese Gewohnheiten oft innerhalb der Gattung, z. B. bei Trophon, zu wechseln scheinen nach den Arten. *Purpura lapillus* erzeugt gestielte Becher, die mit dem verbreiterten Ende des Stiels parallel angeheftet sind. So stehen auch die Cocons einer *Conus*-Art, die indess ganz platt gedrückt sind. Grosse, oben zierlich gefranste Becher beschreibt Johnston, vermuthlich von einer *Fasciolaria*. *Fasciolaria lignaria* befestigt ca. 20 becherartige, gestielte Cocons auf Steinen (Lo Bianco). Einzelne grosse, mehr rundliche Kapseln bildet *Voluta musica*. Formen, wo flache oder becherförmige Cocons an einem gemeinsamen pergamentenen Faden aufgereiht sind, kennen wir von *Pyrula* und *Busycon*; dabei haben die Cocons wieder sehr verschiedene Gestalt.

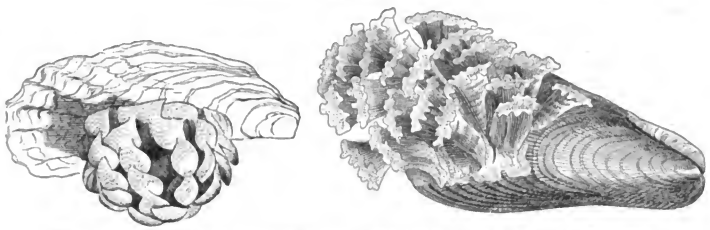
Merkwürdige becherförmige Kapseln mit gezacktem Rande s. Fig. 147. Aus der Beute der deutschen Tiefsee-Expedition stammt ein höchst auffallender Laich, der nach Form, Farbe und Grösse etwa der Hülse einer Robinia gleicht. Die Wand besteht aus einer schwarzen, halbteigigen Masse, wie Knetgummi; anstatt der Samen stecken grosse Embryonen darin. Die Zugehörigkeit lässt sich zunächst nicht ausfindig machen.

Digitized by Google

Dolium galea bildet einen Strang, der an einer Seite geknäuelt ist, von 60 cm Länge und 10 cm Dicke. Die Kapseln, jede mit einigen Dutzend Eiern, sind durchscheinend und durch zähen Schleim verbunden (Lo Bianco).

Vermetus befestigt birnförmige Cocons innerhalb des Schalenrohrs, nahe der Mündung (Lacaze-Duthiers, Lo Bianco). *Ovula adriatica* legt weisse, comprimirte Kapseln von 3 mm Länge in Gruppen zu 50—60 an die Zweige von *Corallium rubrum* (Lo Bianco).

Fig. 147.



Trichterförmige Eikapseln, vielleicht von *Fasciolaria*. Links Laich von *Buccinum*.

Vermuthlich zu *Fusus* gehören kreisförmige, flache Kapseln von 8 mm Durchmesser, die Bobretzky beschreibt (244). Der ebene Boden sass auf Ascidien, die freie, schwach concentrisch gestreifte Wand erhob sich uhrglasförmig darüber, sie hat in der Mitte eine Oeffnung, von zarter Membran verschlossen, zum Ausschlüpfen; von ihr geht in entgegengesetzter Richtung nach dem Innern je ein Strick (chalazenartig?). Allmählich flacht sich die gewölbte freie Fläche ab, die Bodenfläche dagegen sinkt in den Ascidienmantel hinein, wodurch die Kapsel um so besser geschützt ist.

Haufenförmige Laichmassen, wie von *Buccinum*, kommen nach demselben Autor noch mannigfach vor. *Cypraea pyrum* vereinigt unregelmässig kugelige Kapseln in drei Lagen übereinander zu einem Laich von 4 cm Länge, 4 cm Breite und 1 cm Dicke an geschützter Stelle, in leeren Muschel- oder Seeigelschalen. Die Haufen werden viel grösser bei *Cassidaria echinophora*, 20×30 cm, die Kapseln selbst sind gelatinös und durchscheinend. Aehnlich die von *Euthria cornea*. Kopfgrosse Massen erzeugen *Murex trunculus* und *brandaris*. *M. erinaceus* dagegen befestigt die lanzettlichen Kapseln mit der Spitze auf Steinen in nur einer, ausnahmsweise in zwei Schichten.

Aehnliche Unterschiede nach den Arten in einer Gattung scheinen nicht selten. *Tritonium nodiferum* legt die keulenförmigen, derben Kapseln von 3 cm Länge in Gruppen ab, *Tr. cutaceum* und *Tr. parthenopacum* dagegen vereinigen sie in der Form eines dickschaligen Napfes (Lo Bianco). Aehnlich ist auch nach demselben Autor der Laich von

Digitized by Google

Cassis sulcata, ein Napf von 12 cm Weite und 7 cm Höhe, der mit der Basis von 5 cm Breite im Sande steckt. Die 4 cm dicke Wand enthält keulenförmige oder pfeifenartig gekrümmte Kapseln von 1 cm Länge in 7—8 ziemlich regelmässigen Schichten.

Der Laich von *Natica* gleicht einem Stück Sandpapier, das zu einem flachen Becher zusammengedreht wurde; die Sandkörnchen sind mit Schleim verklebt. Die Eier, bez. die Cocons, stecken darin bei *N. heros* in zierlicher Quincunx-Stellung.

Valvata bildet einen kugelrunden Cocon, der an fremde Gegenstände geklebt wird. Darin liegt ein Schlauch von fester Consistenz, in welchem die Eier in einer Schnur aufgereiht sind (P. Sarasin).

Aehnlich lautet die Beobachtung, die Dybowski an dem Laich einer sibirischen *Valvata* machte. Hier sind die Eier innerhalb der Eikapseln durch eine Schleim- oder Eiweissmasse zu einer rosenkranzförmigen Schnecke vereinigt, wie bei Limax etwa. Man wird daraus auf eine weitgehende Differenzirung in den Secreten des Drüsenschlauches schliessen dürfen, in dem oben angegebenen Sinne.

Valvata cristeta hat nach Moquin-Tandon birnförmige bis langspindelförmige Eikapseln, die mit dem spitzen Ende befestigt werden und senkrecht in die Höhe stehen. Sie enthalten im Durchschnitt 3 bis 4 Eier, im Maximum 6, bisweilen auch nur eins.

Pomatias legt nach mündlicher Mittheilung von Herrn Ehrmann die grossen, rundlich ovoiden, derbschaligen Eier in kleinen Häufchen am Deckel oder in der Mündung der Schale ab, worauf vermuthlich die Schnecke abstirbt.

Die Lamellarien fressen sich in zusammengesetzten Ascidien *(Leptoclinum, Polyclinum)* rundliche Höhlen aus, in die sie ihre Eier legen, von denen, wie sie oft, nicht alle zur Entwickelung kommen, so dass die unentwickelten den Geschwistern als Nahrung dienen. Die Höhle wird durch einen concentrisch gestreiften Deckel verschlossen, dessen Zeichnung durch Drehung des Fusses bewirkt werden soll. Bergh fand aber auch in einem Schwamm derartige Bruthöhlen, die er auf *Onchidiopsis* beziehen zu sollen meint. Der Deckel zeigt entsprechende Streifung (XLVI, 8, 9). Dabei wandert *Lamellaria perspicua* alljährlich zu denselben Laichplätzen.

Die meisten freien Cocons haben eine lederartige, pergamentene Hülle; die eiweissartige Nahrungsmasse darunter, welche die Eier enthält, scheint oft nochmals an ihrer Oberfläche zu einer dünnen Innenkapsel zu erhärten.

Die Eikapseln von *Urosalpinx* und *Crepidula* zeigen nach Conklin eine spiralige Structur, vermuthlich, weil die Eier in einer Schraubenlinie durch den Uterus gleiten.

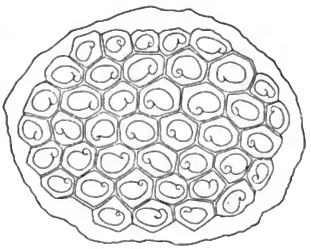
Anders verhalten sich wohl die gestielten Cocons von *Janthina* und *Recluzia*, die an der Unterseite des Flosses mit gedrehtem Stiele befestigt werden. Aehnlich wie das Floss auf das erhärtete Schleimband der Sohle zurückzuführen ist, entbehren auch die Cocons einer eigent-

Digitized by Google

lichen Kapselwand. Es scheint sich nur um eine gleichmässige Gallerte zu handeln, welche die Eier eingebettet enthält und an ihrer Oberfläche erhärtet. Die Form der Cocons richtet sich einfach nach der Stellung am Flosse; die mittleren haben, in Folge gegenseitigen Druckes, glatte Wände, die seitlichen sind planconvex. Bei *J. exigua* sind die Cocons rings mit Stacheln bewehrt, die sich je nach der Stellung freier entfalten und länger werden, bei den seitlichen an der Aussen-, bei den mittleren an der Unterseite. Sie dürften nur etwas zäheren Schleimfäden ihre Entstehung verdanken und sind an der Wurzel keineswegs gegen das Innere, d. h. die Zwischensubstanz zwischen den Eiern, abgesetzt. Diese Cocons haben auch keine besondere Oeffnung zum Ausschlüpfen der Jungen, sondern scheinen mit deren Reife zu zerfallen.

Aehnlich dürfte auch der Laichklumpen von *Ampullaria* zu beurtheilen sein. Bei *Ampullaria polita* liegen nach Semper runde Eier in einem Haufen zusammen, wie bei Landschnecken. In der Abbildung, die Cooke giebt, sind sie indess polyedrisch zu einem festen Laich zusammengedrückt. Wir haben hier Uebergänge zu den Laichmassen der Littorinen, Trochiden etc. (s. o.).

Fig. 148.



Laich von *Littorina littorea* mit schon entwickelten Jungen.

Einen solchen Laich bildet nach Henking *Hydrobia ulvae*, doch mit eigenartigem Schutz. Etwa ein Dutzend Eier, untereinander verklebt, bilden ein Häufchen, das mit Fremdkörpern bedeckt ist, Sandkörnchen, Schalenstückchen, seltener Pflanzentheilen u. dergl. Die Häufchen werden mit Vorliebe an der Schale der Mutter befestigt, seltener an fremde Gegenstände (l. c.).

Die Paludineneier, die im Uterus ausgetragen werden, weisen dagegen durch ihre Zusammensetzung auf freie Cocons zurück. Das Ei, von einer voluminösen Eiweissschicht umgeben, steckt nämlich in einer Membran, die in einen Stiel zusammengedreht ist. Ob man freilich den Umstand, dass gelegentlich in einer Membran statt eines sich zwei Embryonen ausbilden, auf anfängliche Häufung der Eier in einem Cocon deuten darf, mag dahingestellt bleiben.

Im Ganzen bleibt es fraglich, ob ein eigentlicher Unterschied zwischen Coconwand und Inhalt besteht, also auch zwischen Schalen- und Eiweissdrüse. Die Cocons von *Nassa* und *Buccinum* geben nach O. Roemer*) Albuminoidreactionen; sie sind wohl dem Conchin zuzurechnen. Unterschiede in den verschiedenen Abschnitten des Cocons, die Krukenberg

*) Otto Roemer, Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXV. 1903.

Digitized by Google

finden wollte, scheinen also nicht vorhanden. Doch weist trotz solchem Mangel in der chemischen Analyse zum mindestens der Bau der Eikapseln von *Valvata* (s. o.) auf scharfe Differenzen hin, und die von manchen Rachiglossen haben unter der homogenen Aussenschale erst noch eine grobfaserige Schicht.

Eizahl.

Gewöhnlich ist die Eizahl in der einzelnen Kapsel weit grösser als bei *Paludina*, bei der sie auf ca. 80 steigern können, womit indess keineswegs eine entsprechend gesteigerte Vermehrung verbunden zu sein braucht: denn es brauchen nicht immer alle Eier sich zu entwickeln; vielmehr zerfallen oft eine Menge auf verschiedenen Entwicklungsstufen, die den übrig bleibenden Embryonen zur Nahrung dienen, so dass manchmal dem Cocon nur eine, manchmal eine geringe Anzahl junger Schnecken entschlüpft.

Neritina fluviatilis hat nach Blochmann im Cocon 70—90 Eier, doch entsteht nur ein Embryo. Bei *Fasciolaria* kommen auf etwa 200 Eier einer Kapsel 4—6 Embryonen, ähnlich bei *Buccinum*, bei *Purpura lapillus* nach Selenka auf 400—600 Eier 10—16. Bei *Fulgur* dagegen entwickeln sich alle 12—14, bei *Nassa* alle 5—15 Eier des einzelnen Cocons.*)

Für die *Crepidula*-Arten giebt Conklin folgende Zahlen an:

	Anzahl der Kapseln.	Eizahl in jeder Kapsel.	Eizahl im Ganzen.
Cr. fornicata	55	240	13 200
Cr. plana (normal)	51	176	9 000
„ „ (Zwergform)	48	64	3 070
Cr. convexa	20	11	228
Cr. aduncа	10	18	180

(Consequenzen für die Entwicklung s. u.)

Nach den Arten wechselnd verhält sich auch *Janthina*, bei der ich Folgendes fand. *J. umbilicata* hatte 70—100 Eier oder Embryonen in einem Cocon, im Ganzen ca. 4000 am Floss, alle von gleicher Entwickelungsstufe, also wohl alle zu jungen Schnecken heranreifend. *J. affinis* enthielt aber in einer Kapsel so viel Eier, als die kleine Art am ganzen Floss. Noch grösser war der Reichthum bei *J. communis*; deren Floss trug etwa 60 Kapseln und in jeder 6000—7000 Eier. Das giebt die hohe Summe von 400 000 Eiern bei einer einzigen Ablage, da die vorderen Cocons die gleiche Entwickelungsstufe zeigten wie die hinteren (die gegentheiligen Angaben, nach denen die Entwickelungsstufen verschieden sein sollen, dürfte darauf hinauslaufen, dass mit der Zeit die hinteren Stücke des Flosses, welche die Brut von einer früheren Brunstzeit tragen, abbrechen).**) In diesen Cocons waren aber höchstens je 6 Embryonen zu sehen, während

*) Ich folge in manchen Angaben der Zusammenstellung von Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere.

**) Costa schätzt die Eizahl von *Janthina* bei einer einzigen Ablage sogar auf eine Million.

Digitized by Google

die übrigen Eier auf der ursprünglichen Stufe zurückgeblieben waren. Danach würden nicht weniger als 500—1000 Nahrungseier auf einen einzigen Embryo kommen. In der That scheinen die jungen Janthinen je nach der Art auf recht verschiedener Stufe frei zu werden (s. u.).

Wenn ich hier noch darauf hinweise, dass die Stacheln des Cocons bei der kleinen *J. umbilicata* ebensogross sind, als bei den grossen Arten, so kommen wir zu dem Schluss, dass die histologischen Elemente den gleichen Umfang haben, sowohl in Bezug auf die Schleimdrüsen als die Eier; es ist derselbe Schluss, der für die Melanien galt (s. o.). Der Schluss wird am besten bestätigt durch Conklin's Befunde an *Crepidula plana*. Hier bilden sich Zwergformen aus, wenn die Thiere an den von einem kleinen Paguriden (*Eupagurus longicarpus*) bewohnten Schalen festsitzen. Die Eier bleiben ebensogross wie die der normalen, grossen Form, nur ist die Anzahl geringer (s. u.). Im Allgemeinen ist die Grösse der Eier unabhängig von der Grösse der Art; so haben kleine Species von *Trochus* nach Robert oft grosse Eier, und umgekehrt grosse Species kleine Eier, ohne jede Regel.

Die Eikapseln der Janthinen sind durchsetzt von Zooxanthellen, welche offenbar von dem regen Stoffwechsel, bez. der ausgeschiedenen Kohlensäure angelockt werden. Das ergiebt sich aus ihrer Abwesenheit in dem ebenso gebauten Floss, das die Cocons trägt.

Um nochmals auf die Eimengen zurückzukommen, so sind im Grunde die hohen Zahlen ohne jede Bedeutung, da wir nicht wissen, wie viele von ihnen wirklich entwickelungsfähig sind (s. u.).

γ. Eier mit Mikropyle (XLIII, 1, 5).

Die Eier der Scutibranchien, mögen sie einzeln oder in einem Gallertlaich abgelegt werden (s. oben, a), haben eine Schale mit Mikropyle für den Eintritt der Spermatozoen. Die Mikropyle ist bei *Trochus* nach Robert einfach eine Lücke in der runden Schale, bei *Fissurella* liegt sie auf einer trichterförmigen Verlängerung (Boutan), und bei *Patella* ist sie ein kurzer, weiter Trichter (Patten).

Dabei findet ein Unterschied statt, insofern als die Eier der erwähnten Rhipidoglossen noch eine Schleimhülle haben, die der Docoglossen aber nicht. Dementsprechend haben die Rhipidoglossen eine dünne, structurlose Schale, die von *Patella* aber eine dicke, radiärgestreifte.

7. Oogenese. Morphologische Bedeutung der Eihüllen. Befruchtung.

Es scheinen bei der Eibildung wesentliche Verschiedenheiten vorzukommen, die namentlich auf Follikel und Nährzellen sich erstrecken. Die Formen, deren Eier im Seewasser befruchtet werden, scheinen der Follikel zu entbehren. Wenigstens bildet Boutan die Eier von *Fissurella* so ab,

Digitized by Google

dass sie, lang keulenförmig, mit dem Stiel auf der Membran des Ovars, zugleich über einer Blutlacune, ansitzen und frei in die Höhle des Eierstocks hineinragen. Der Kern oder das Keimbläschen liegt mitten in der Keule, ohne Beziehungen zu Nachbarzellen hervortreten zu lassen. Erfolgt hier die Ernährung unmittelber vom Blute aus? Ist dieses besonders reichlich?

Bei Monotocardien sind Follikel beschrieben, nicht ganz klar von Bernard bei *Valvata* (s. o.), sehr deutlich jedoch von Garnault bei *Cyclostoma*. Die jungen Eier sind auch hier keulenförmig und gestielt. Nachher aber lösen sie sich los, runden sich ab und liegen nun in einem Follikel annähernd gleichmässiger, nach der freien Fläche zu einschichtiger Zellen. Die obersten dieser Follikelzellen, nach der Höhle des Eierstocks zu, kommen vorwiegend als Nährzellen in Betracht. Der Kern des Eies ist excentrisch ihnen zugewandt, noch specieller der Nucleolus, an dem, wiederum excentrisch nach oben, ein stärker lichtbrechendes Körnchen auftritt, das amöboide Bewegungen zeigt. Es kann sich wohl nur um die Resorption des Inhaltes der obersten Follikelzellen handeln. Denn diese verschwinden allmählich, der Follikel öffnet sich an seiner Spitze, und das Ei tritt, ohne Dottermembran, in die Höhle des Eierstocks heraus.

Leider ist die Frage nach der Herkunft der Eihüllen noch kaum ventilirt. Sicher scheint zu sein, dass Follikelzellen nirgendwo, wie bei den Chitonen, die Bildung einer Eischale übernehmen. Die Eischale der Scutibranchien dürfte ein ächtes Chorion darstellen, eine unmittelbare Ausscheidung des Eies, die aber vom Dotter abgehoben ist und einen beträchtlichen Zwischenraum lässt. Die Mikropyle entsteht, wenn die Eizelle sich von ihrem Stiele löst. Solche Bildungen scheinen aber auf die Eier, die ausserhalb befruchtet werden, beschränkt.

Alle übrigen Eischalen scheinen erst von den Wänden des Eileiters geliefert zu werden. So beschreibt Fol von Heteropoden, dass der Dotter beim Herabgleiten zunächst mit Nährmaterial, sodann um dieses mit einer Schale versorgt wird. Dazu kommt dann der Schleim, der die Eier als Laichband zusammenhält. Freilich ist es keineswegs ausgeschlossen, dass die Spermatozoen, wie bei den Scutibranchien, auch eine Eiweissschicht um den Dotter durchdringen, die Befruchtung also erst unmittelbar vor der Schalenbildung eintritt.

Bei den Eikapseln scheinen die einzelnen Eier höchstens von einer zarten Dotterwand umgeben oder meist nackt zu sein. Die Zwischenräume zwischen ihnen sind dann mit Nährsubstanz ausgefüllt. Darum folgt dann die harte Kapselwand. Wir wissen aber bisher nicht bestimmt, ob diese nur die erhärtete Aussenschicht der Nährsubstanz darstellt oder nachträglich von besonderen Drüsen abgeschieden wird (s. o.). Wenn auch das letztere das Wahrscheinlichere ist, so weise ich doch darauf hin, dass die von mir vorgeschlagene Trennung in Schalen- und Cocondrüse nur vorläufigen Werth beanspruchen darf.

Digitized by Google

Das Ei, meist kugelig, bisweilen oval, scheint durchweg so orientirt zu sein, dass sein oberer, dem Lumen des Ovars zugewandter Pol die Richtungskörperchen hervortreten lässt, also zum animalen Pol wird, so bei *Trochus, Crepidula.* Vielleicht deutet bei letzterer ein freier Eiweissrest, gegenüber diesem Pol, noch den Stiel an, mit dem das Ei in der Wand des Eierstocks befestigt war.

An *Crepidula* machte Conklin die merkwürdige Beobachtung, dass das Sperma in den oberen Theilen des Eileiters mit den Dottern zusammenkommt und mit ihnen zusammen in eine Kapsel eingeschlossen wird, dass aber gleichwohl die Befruchtung erst nach der Ablage ausserhalb des mütterlichen Körpers stattfindet.

8. Die Spermatozoen.

Die Spermatozoen treten unter zweierlei Form auf, als die zur Befruchtung dienenden haarförmigen oder typischen und die sogen. wurmförmigen, von Siebold entdeckten, später bis in die neueste Zeit vielfach als räthselhafte Gebilde untersucht.

α. Die typischen Spermatozoen.

Wenn auch als normale Form der Samenkörper die haarförmigen genannt zu werden pflegen, so scheinen doch recht beträchtliche Abweichungen vorzukommen. Allen gemeinsam scheint der einfache Endfaden oder die Geissel und die gestreckte Vorderhälfte, ohne dass man bei ihr überall bereits zwischen Kopf und Mittelstück unterscheiden könnte. Dieses Vorderende kann recht verschieden sein. Vorläufig kann man wohl folgende Kategorien aufstellen:

1. Schraubig-korkzieherartiger Kopf, cylindrisches Mittelstück und lange Geissel; sie bewegen sich rotirend: *Paludina*, *Ampullaria* (v. Brunn), Lamellariiden (Bergh).

2. Gerade gestreckter, stäbchenförmiger oder fein zugespitzter Kopf, cylindrisches Mittelstück und Schwanzfaden; bei *Littorina littorea* kommt auf den Kopf fast die Hälfte, auf Mittelstück und Geissel je ein Viertel der ganzen Länge; dabei sind die Bewegungen nur schlängelnd, nicht rotirend. Bei *Neritina* sind sie äusserst fein, mit langem, zugespitzten Kopf und langem Mittelstück; die von *Bythinia* haben nur einen kurzen, pfriemenförmigen Kopf und kurzes Mittelstück, bei *Natica* scheint der Kopf kurz, stäbchenförmig, bei *Cyclostoma* (XLIV, 9) ist der Kopf kaum abgesetzt und bildet mit dem Mittelstück ein langes Stäbchen (v. Brunn, Garnault). Alle sind länger als bei *Paludina.* Kurzer Kopf und langes Mittelstück bei *Cypraea, Pteroceras* und *Strombus* (Brock).

3. Eine dritte Kategorie bildet *Valvata* (XLV, 7), wiewohl die Angaben von Leydig und Bernard etwas abweichen. Nach letzterem als dem neuesten Bearbeiter folgt auf einen kugeligen oder elliptischen Kopf

Digitized by Google

ein langer Faden, der hinten lanzenförmig verbreitert ist (undulirende Membran?).

4. Bei *Fissurella* (XLIII, 5a) bilden Kopf und Mittelstück einen ziemlich dicken, walzenförmigen Körper, der sich hinten in die Endgeissel auszieht.

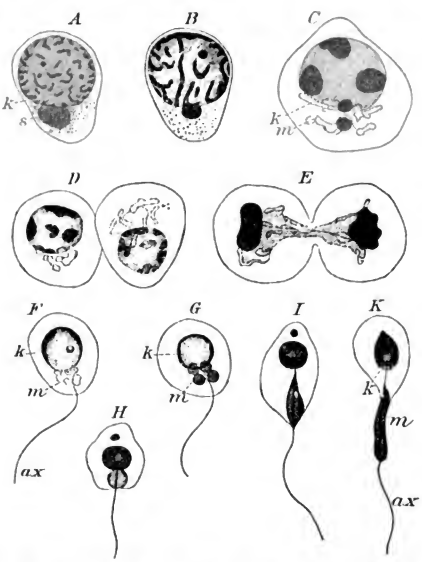
Entstehung der haarförmigen Spermatozoen.

Eier und Sperma entstehen auf gleicher Grundlage aus demselben Keimlager (de Bruyne, s. o.).

Die genauesten Untersuchungen (Meves) beziehen sich wieder auf *Paludina*. Ich gebe die Resultate nach Korschelt und Heider, wie sie von ihnen in das für das Thierreich giltige Gesammtbild verarbeitet wurden.

Dass bei den Zwittern, den freilebenden Prosobranchien, mehr die inneren Theile der Gonadenfollikel der Samenerzeugung dienen, wurde oben erwähnt.

Fig. 149.



A—K Spermatocyten und Spermatiden der haarförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*.

ax Axenfaden mit Centrosoma. *k* Kern. *m* Mitochondrien und Mitochondrienkörper (Nebenkern). *s* Sphäre (Idiozom). Nach Meves aus Korschelt.

Wir haben die Spermatogonien, aus denen die Spermatocyten erster Ordnung hervorgehen. Diese theilen sich, ohne dass der Kern inzwischen zur Ruhe kommt — Reductions- oder Reifungstheilung —, in je zwei Spermatocyten zweiter Ordnung, und diese ebenso in zwei Spermatiden, die sich unmittelbar in die Spermatozoen umbilden. Dass die letzteren bündelweise mit ihren Köpfen von einer Basalzelle angezogen und weiter ernährt werden, ist allerdings zunächst am genauesten bei Stylommatophoren beschrieben.

Nach der zweiten Reifungstheilung liegen zwei Centrosomen an der Peripherie der Zelle radial hintereinander, von einer Sphäre um-

Digitized by Google

geben. Vom äusserem Centrosom oder Centralkörper geht jetzt schon ein zarter Faden aus, die erste Anlage des Axenfadens. Der innere Centralkörper verlängert sich gegen den Kern hin zu einem Stäbchen und treibt auch die Sphäre gegen den Kern hin, die sich nachher neben Stäbchen und Kern lagert. Das Stäbchen tritt mit der Kernmembran in Verbindung; es entsteht eine Verdickung, welche wie ein Stiftchen in den Kern hineinragt. Inzwischen hat sich das distale Centrosoma zu einem Scheibchen verbreitert, das durchbohrt und zu einem Ring wird, an der Peripherie der Zelle; aus ihm ragt der Schwanzfaden hervor. Das proximale Stäbchen, das zum Mittelstück wird, verlängert sich ganz ausserordentlich und drängt Ring und Schwanzfaden weit nach hinten, indem die Zelle sich in die Länge streckt. Der Mantel, den sie so bildet, schrumpft später zusammen, indem die Granulationen oder Mitochondrien sich an den Faden herandrängen; dieser hat dann als Mittelstück eine streifige oder spiral gedrehte Hülle. Bei *Paludina* zeigen die Mitochondrien ein sehr regelmässiges Verhalten. Anfangs regellos zerstreut, ordnen sie sich später in Form von Ringen an, welche sich bei der Theilung der Spermatocyten in die Länge ziehen und ebenfalls mit zertheilt werden. Aus ihnen geht der Nebenkern oder Mitochondrienkörper hervor, der den centrosomatischen Theil des Mittelstücks umgiebt und dessen Mantel bildet. Da die Mitochondrien sich allmählich auf vier reduciren, erscheint das Mittelstück im Querschnitt viertheilig. Der Kern endlich wandelt sich durch Verdichtung seiner Chromatinbestandtheile zum Spermakopf um.

β. Die wurmförmigen Spermatozoen.*)

Für durchaus räthselhaft gelten noch immer die von Siebold entdeckten wurmförmigen Spermatozoen, die weit grösser sind als die typischen. Zu *Paludina*, bei der sie zuerst gefunden wurden, sind durch v. Brunn, Brock, v. Jhering, Bergh, Schiemenz noch eine Reihe anderer Prosobranchien gekommen, dazu genaue Untersuchungen über ihre Entstehung von Auerbach, v. Erlanger, Meves. Die Function ist gänzlich unbekannt; sicher scheint nur, dass sie nicht zur Befruchtung dienen können. Die verschiedenen Vermuthungen, dass sie umgewandelte Abortiveier seien oder zur Ernährung der normalen Spermosomen beitragen oder diese in die haarförmigen spalten, haben keine weitere Stütze. Auch die nahe-

*) Hierzu ist die folgende Literatur nachzutragen:

L. Auerbach, Spermatologische Mittheilungen. 72. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1894. Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. Jen. Zeitschr. f. Nat. XXX. 1896.

R. v. Erlanger, Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. Anatom. Anz. XIV. 1898.

P. Koehler, Recherches sur la double forme des spermatozoides chez le *Murex*. Rec. suisse Zoologie. V. 1892.

F. Meves, Ueber die sogen. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwickelung. Mittheil. des Ver. schlesw.-holst. Aerzte. X. 1901 (Anatom. Anz. XIX).

Digitized by Google

liegende Annahme, es möchte sich um Bündel der in der Entwickelung begriffenen ächten Spermatozoen handeln, ist nach Korschelt und Heider ganz ausgeschlossen. Ich komme darauf zurück.

Die Gebilde sind fast gänzlich auf die Prosobranchien im Allgemeinen und auf eine grössere Anzahl Gattungen von Monotocardien beschränkt. Sie scheinen den Scutibranchien ganz zu fehlen, einschliesslich der Neritiden. Beobachtet wurden sie bisher bei Arten von *Paludina*, *Tiphobia*, *Cypraca*, *Ampullaria*, *Vermetus*, *Cerithium*, *Columbella*, *Marsenia*, *Dolium*, *Cassidaria*, *Tritonium*, *Strombus*, *Pteroceras*, *Aporrhais*, *Murex*, *Nassa*, *Fusus*, *Conus*, also fast aus allen grösseren Gruppen, wenn man die Heteropoden ausnimmt. Bemerkenswerth ist es vielleicht, dass sie noch bei keiner Landform gefunden wurden, so wenig Sicheres auch darüber bekannt geworden ist.

Bei *Paludina*, an der sie am genauesten studirt sind, sind sie, in grosser Anzahl auftretend, etwa doppelt so lang und viel dicker als die normalen mit schraubigem Kopf und zartem Faden. Eine kurze, als Kopf bezeichnete Erweiterung ist wenig abgesetzt, das andere Ende trägt ein Büschel zarter Fäden; der ganze Körper ist deutlich quergestreift. Nach v. Erlanger durchzieht ein Axenfaden den ganzen Körper; er endet in einem Plättchen, auf dem die Haare sitzen. Da von gewöhnlichen Spermatozoen die Zusammensetzung der Geissel aus feinen Fäden bekannt ist, lässt sich vielleicht das Büschel nach solcher Analogie auffassen.

Das Studium der Entwickelung durch Duval, v. Brunn, Auerbach, v. Erlanger, Meves ergab zwar die einheitliche Natur dieser Formen, ihre Herkunft von je einer Spermatide, brachte aber sonst weiter keinen Aufschluss. Die Samenbildungszellen und speziell die Spermatiden enthalten nur einen Kern, die Centrosomen dagegen theilen sich, und jedem Theilstücke kommt ein Axenfaden zu (Meves). Anfangs sind die Spermatocyten der haar- und wurmförmigen Samenkörper gleich gross, erst später wachsen die der letzteren weit mehr heran. Während ihrer letzten Theilung findet die erwähnte Vermehrung der Centrosomen statt: sie rücken an die Peripherie und geben je einem Axenfaden den Ursprung. Die Spermatide enthält ausser dem Kern noch ein bisher nicht näher bestimmtes Gebilde (die Sphäre?) und eine Ansammlung von Körnern oder Mitochondrien. Nachdem die stäbchenförmige Verlängerung und Durchschnürung erfolgt ist und die Centrosomen gegen den Kern hin ausgewachsen sind, lagern sich die Mitochondrien den so entstandenen Fäden auf und bilden Querbänder, deren Zahl mit der fortschreitenden Verlängerung der Zelle zunimmt. So kommt die Querstreifung zu Stande.

Der Kern wird während der Ausbildung der wurmförmigen Samenkörper immer kleiner und namentlich immer ärmer an Chromatin. Ein Theil des Chromatins wird bei der letzten Theilung überhaupt nicht mehr in den Kern aufgenommen, sondern bleibt verstreut im Cytoplasma der beiden Tochterzellen liegen (Carnoy, Koehler, Auerbach, Meves). Auerbach hatte mit Hilfe von Doppelfärbung erythrophile und cyano-

Digitized by Google

phile Substanzen unterschieden, wobei die cyanophilen die kernhaltigen Bestandtheile des Spermatozoons bedeuten, und gezeigt, dass den wurmförmigen im Gegensatze zu den haarförmigen die cyanophilen Substanzen ganz abgehen. Diese werden vielmehr bei der Spermatogenese in der Zelle verstreut, wo sie schliesslich verschwinden. Dadurch würde sich die Untauglichkeit der wurmförmigen Samenkörper, die Befruchtung und die Vererbung zu vermitteln, hinreichend erklären. Allerdings macht Korschelt, dem ich hier gefolgt bin, den bündigen Beweis noch von zukünftigen Untersuchungen abhängig, wie er ebenso in die Richtigkeit abweichender älterer Angaben von Koehler (1892) für die Entwicklung der wurmförmigen Spermatozoen von *Murex brandaris* Zweifel setzt.

Abweichend verhalten sich die entsprechenden Elemente bei anderen Vorderkiemern, wiewohl sie sich anscheinend auf die Grundform eines stab- oder spindelförmigen Körpers mit einem wenig abgesetzten Kopf an dem einen und einem Wimperbüschel an dem anderen Ende zurückführen lassen. Freilich können auch beide Differenzirungen fehlen. Die *Murex*-Arten haben das Wimperbüschel in den Jugendstadien, im ausgebildeten Zustande fehlt es ihnen; beim Absterben soll sich das Protoplasma zurückziehen und dann das Büschel wieder auftreten.

Die Elemente von *Murex trunculus* sind denen von *Paludina* noch ziemlich ähnlich, allerdings ohne Wimperbüschel. Die von *M brandaris* sind dagegen spindelförmig. Bei *Pteroceras* und *Strombus* sind sie von einer undulirenden Membran eingefasst, an welcher im Leben beständig Contractionswellen herablaufen. Die zarte Membran geht leicht zu Grunde, in welchem Falle wieder, wie bei *Murex*, ein endständiges Wimperbüschel hervortreten kann. Das Innere dieser Elemente hat ein maiskolbenartiges Gefüge, durch Reihen von Körpern, die sich gegenseitig etwas abplatten und ein fettglänzendes Aussehen haben. Bei den Cypräen ist das Innere weniger dicht von den stark lichtbrechenden Körpern erfüllt; der Körper zeigt eine Streifung, das Vorderende, dem ein kleines Küppchen aufsitzt, ist stärker zugespitzt. Das Hinterende trägt einen Saum kurzer Härchen, die ohne Bewegung sein sollen, wiewohl dem ganzen Gebilde eine solche zukommt. Ist nicht die maiskolbenartige Structur auf die Querstreifung bei *Paludina* zurückzuführen?

Am einfachsten scheinen nach Bergh-Schiemenz die wurmförmigen Spermatozoen von *Conus* zu sein, bald rundlich, bald elliptisch, mit lichtbrechenden Körpern im Innern, doch ohne regelmässige Vertheilung, bald mit, bald ohne Vacuolen, die Vacuolen von verschiedener Grösse; grosse scheinen durch Verschmelzung von kleinen zu entstehen. Kopf, Cilien und undulirende Membran fehlen ebenso, wie jede Art selbstständiger Bewegung. Gleichwohl wird man die Elemente für ausgereift halten müssen, da sie nicht dem Hoden, sondern dem Vas deferens entnommen wurden, wo sie mit den haarförmigen gemischt sind.

Wenn es schliesslich erlaubt ist, über diese merkwürdigen Gebilde eine Vermuthung auszusprechen, so hat sie wohl an die Thatsache anzu-

Digitized by Google

knüpfen, dass auch bei den typischen Zoospermien der Prosobranchien, wie erwähnt, Differenzen vorkommen, die zu denen der wurmförmigen eine gewisse, wenn auch schwache Parallele zeigen. Der Kopf ist nicht immer korkzieherartig gewunden, sondern mitunter kurz stäbchen- oder pfriemenförmig, wie bei den wurmförmigen Zoospermien der *Paludina*; dazu die Verbreiterung am Fadenende bei *Valvata*, worin man wohl Andeutungen einer undulirenden Membran erblicken kann. Das sind wenigstens Hinweise, die auffälligsten Eigenheiten der wurmförmigen Körper von denen der typischen durch Vergrösserung abzuleiten. Man hätte sich vielleicht vorzustellen, dass eine Anzahl von Spermatozoen unter Verlust des Chromatins functionslos werden und damit einem Wachsthumsreize unterliegen, der es den einzelnen nebensächlichen Anlagen, die durch die Gesetzmässigkeit der Function nicht mehr im Zaum gehalten werden, erlaubt, zu überwuchern und die normale Grundlage zu verschleiern. Ob ein solcher Vorgang mit einem alten Wechsel des Mediums (vom Land ins Wasser) zusammenhängt, muss freilich vor der Hand ebenso problematisch bleiben, wie die ganze Erklärung überhaupt. In dieser Hinsicht scheint es mir keineswegs überflüssig, darauf hinzuweisen, dass die Turbellarien, nach Arten getrennt, beiderlei Spermatozoen haben; so zeigt *Tealia* die gewöhnlichen mit Geissel, wenn auch der Kopf etwas abweichend gestaltet ist. *Plagiostoma* aber die wurmförmigen, die selbstverständlich noch das Chromatin enthalten müssen (vergl. Korschelt und Heider, Allgem. Theil, p. 442). Wir hätten somit innerhalb der Turbellarien den Uebergang von der wurmförmigen zu den normalen. Die wurmförmigen aber gehen vermuthlich auf die Spindelgestalt des Mikronucleus der Infusorien zurück, die er bei der Conjugation oder Copula zeigt. Das trifft wieder mit meiner vor zwei Jahren bekannt gegebenen Auffassung überein, wonach die Turbellarien, und damit die Metazoen überhaupt, sich aus Infusorien entwickelt haben, die aufs Land gerathen sind und hier unter der schärferen Trainirung des Landlebens den morphologischen Mikronucleus mit dem physiologischen Makronucleus zusammenhielten und vielzellig wurden. Danach wären die wurmförmigen Zoospermien der Vorderkiemer ein von den Turbellarien überkommenes nicht mehr functionsfähiges Erbtheil.

Endlich möchte ich den Gesichtspunct noch allgemeiner wählen und darauf aufmerksam machen, dass solche Wimperbüschel, wie bei *Paludina* an dem einen Ende, normal im Pflanzenreich vorkommen, bei den Zoospermien der Farne z. B. Das Fadenbündel im Körper würde dann excessiv entwickelte Wimperwurzeln bedeuten.

Digitized by Google

Nachtrag zur Bildung der Spermien.

Während der Ausarbeitung und Drucklegung der vorstehenden Seiten sind wieder einige einschlägige Arbeiten erschienen, die, ohne die Frage zu klären, doch die morphologische bez. histologische Deutung der verschiedenen Samenfäden präcisieren.*)

Meves macht mit Waldeyer den Vorschlag, die normalen haarförmigen Spermatozoen, bei denen alles Chromatin im Kopf sich findet, als eupyren zu bezeichnen, die wurmförmigen aber, die nur einen geringen Rest des Chromatins behalten, als oligopyren. Dazu fügt Stephan aus der Gruppe der wurmförmigen die apyrenen, bei denen jede Spur des Chromatins aus dem Kopf des Samenkörpers verschwunden sein soll. Die oligopyrenen würden danach im Süsswasser vorkommen bei *Paludina*, das Endstadium aber, die apyrenen, bei marinen Formen.

Der Hoden von *Paludina* setzt sich aus vielen Blindschläuchen zusammen.

Die zarte Bindegewebswand dieser Blindschläuche ist bedeckt mit abgeplatteten rissigen Zellen, die ein Syncytium zu bilden scheinen, es sind die „Basalzellen" von Platen.

Entsprechend der Zellgrösse sind auch die Kerne sehr gross und dabei reich an Chromatin; häufig sind sie eingeschnürt und daher von lappigem Aussehen. Das Cytoplasma enthält ausserdem viele gelbe Ringelchen, die durch Osmiumsäure geschwärzt werden.

In dem Cytoplasma der Basalzellen sind andere Zellen eingebettet, grössere mehr vereinzelt und kleinere in verschieden grossen Nestern zusammen angelagert, die Ursamenzellen oder Spermatogonien.

Die vereinzelten grössten Zellen gehören deren erster Generation an, sie liegen mit Vorliebe in der Nähe des Kerns einer Basalzelle, häufig so dicht, dass sie einen Eindruck an ihm verursachen. Bisweilen liegen sie selbst unter dem Basalzellenkern, nach der Bindegewebswand des Hodenschlauches zu.

Diese Zellen der ersten Generation theilen sich nun wiederholt mitotisch; dabei gelangen sie aus der Basalzelle heraus oder bleiben darin. In beiden Fällen theilen sie sich weiter; schliesslich rücken auch die Nester aus den Basalzellen heraus. Das Cytoplasma der Spermatogonien ist nur spärlich, dass sie oft wie freie Kerne erscheinen. Die Anzahl der Chromosome beträgt 14. Aus den Basalzellen der Spermatogonien gehen die

---

*) Friedrich Meves. Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. An. LXI 1902 8 T.

P. Stephan. Le développement des spermies apyrénes de Cerithium vulgatum et de Nassa mutabilis. Bibliographie anatomique 1903. S. 77—82.

Kristine Bonnevie. Zur Kenntniss der Spermiogenese bei den Gastropoden (Enteroxenos oestergreni). Biolog. Centrbl. XXIV 1904.

Digitized by Google

Spermien hervor, nach Meves ohne die von der Weismann'schen Schule postulirte Reduktionstheilung.

Die eupyrenen Spermien bestehen bei *Paludina* aus einem in ca. sechs Windungen gedrehten korkzieherförmigen Kopf, dessen vorderer, besonders färbbarer Theil den Werth eines Spitzenstücks hat, aus einem Mittelstück, welches fast dreimal so lang ist als der Kopf und vom Kopf durch einen Ring geschieden wird, und aus dem Schwanzstück, dass etwas kürzer bleibt als das Mittelstück. Bei *Enteroxenos* ist der Kopf nicht gedreht, sondern langkegelförmig mit spitzem Perforatorium, das Mittelstück, von gleicher Länge, ist von ihm durch ein kurzes Halsstück getrennt, welches eine Richtungsänderung der beiden Hauptstücke erlaubt, so zwar, dass der Kopf um 180° zurückgeschlagen und fast an das Mittelstück gelegt werden kann. Die Endgeisel ist lang (Fig. 149a *l*, *m*).

Für die Entwicklung der eupyrenen Spermien folge ich kurz der Arbeit von Kr. Bonnevie, als der jüngsten. Nach der letzten Theilung der Spermatocyten hat die Zelle einen stark angeschwollenen Kern, worin das Chromatin im wesentlichen peripherisch angeordnet ist (Fig. 149a). Zwischen Kern und Zellmembran liegen zwei Centralkörnchen in radiärer Anordnung, von einer Sphäre umgeben, die Meves, als charakteristisch für ruhende Samenzellen, früher Idiozom nannte, jetzt Centrotheca. Die Centrotheca ist von Mitochondrienkörnchen umgeben. Das Chromatin sammelt sich in der Nähe der Centralkörnchen, unter starker Verschmelzung *(b. c.)*. Vom distalen Centralkorn geht die Anlage des Schwanzfadens aus *(b.)*. Das proximale theilt sich in zwei, die auseinanderrücken. Das distale wächst dann in der Richtung des Schwanzfadens zwischen diese beiden hinein bis zur Kernmembran *(c.)*. Die Centrotheka (oder ein Theil von ihr) wandert nach dem entgegengesetzten Pol, wo sie zum Perforatorium wird *(d., e., f.)*, zunächst mit einigen Körnchen auf der Oberfläche, die schliesslich verschwinden, indem sie ihre Färbbarkeit einbüssen. Der Kern verkleinert sich inzwischen, so dass er endlich nur von Chromatin ausgefüllt wird. Dabei nimmt er allmählich die schmale Form an unter abermaliger Verdichtung des Chromatins, bis er zuletzt zum Mittelstück wird. Dabei wandert der aus dem distalen Centralkorn hervorgehende Faden in den Kern hinein und wird zum Axenfaden des Mittelstückes. Wo er die Kernmembran passirt, liegt immer eine stärker färbbare Platte in Kreuzform. Der Theil des Fadens zwischen Kern und Zellmembran nimmt stark an Länge zu *(c—h)* und zieht hier das Cytoplasma in die Länge.

Das proximale Centralkorn, das erst in zwei zerfiel, theilt sich dann in vier, die durch feine Fädchen verbunden sind; durch das Viereck tritt der Axenfaden. Von den vier Körnchen („Ringkörnern") gehen dann feine Fäden nach der Stelle, wo der Axenfaden durch die Kernmembran bricht und bilden hier eine niedrige Pyramide, andere nach der Gegenseite, nach der Zellmembran. Auf dieser Seite also entsteht eine hohe Pyramide, die indess insofern abgestumpft bleibt, als die nach aussen

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLIII.

Geschlechtswerkzeuge alterthümlicher Prosobranchien.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

b.c Bursa copulatrix,
ei Eiweissdrüse, Eileiter- oder Uterusdrüse,
h Hoden,
o Ovar,
ov Oviduct,
p Penis,
p.g Porus genitalis,
rec Receptaculum seminis,
ut Uterus („Drüsenschlauch" Thiele),
vd Samenleiter,
ves Vesicula seminalis,
vg Vagina.

Fig.

1, 1a. *Patella.*

1. Ei, vergr. *ch* Chorion. *m.l* Micropyle.

1a. Stück der Eischale (Chorion), stärker vergr.

2—5. *Fissurella reticulata.*

2. Ovar, geöffnet. *gl.a* Die Drüse im Inneren (Eileiterdrüse). *v* Blutgefäss.

3. Stück der Wand des Ovars, von derselben Vergr.

4. Laich derselben.

5. Einzelnes Ei derselben. *g* Gallerthülle. *m* Mikropyle. *s* Eischale (Chorion).

5a. Einzelnes Spermatozoon.

6, 7. *Neritina fluviatilis.*

6. Weibliche Fortpflanzungsorgane. *bef* Befruchtungsraum, poche de confluance. *Cdr* Cocondrüse (?). *p.o* Geschlechtsöffnung für die Eiablage. *p.c* Geschlechtsöffnung für die Begattung. *verb* Verbindungsgang zwischen dem Receptaculum seminis und dem Befruchtungsraum.

7. Männliche Fortpflanzungsorgane. *f* Falte im Penis. *gl.a* Anhangsdrüse.

8, 9. *Paludina vivipara*

8. Weibliche Organe.

9. Männliche Organe. *ves* ist besser als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen.

10. Weibliche Organe von *Cypraea testudinaria.*

11—13. Lamellariiden.

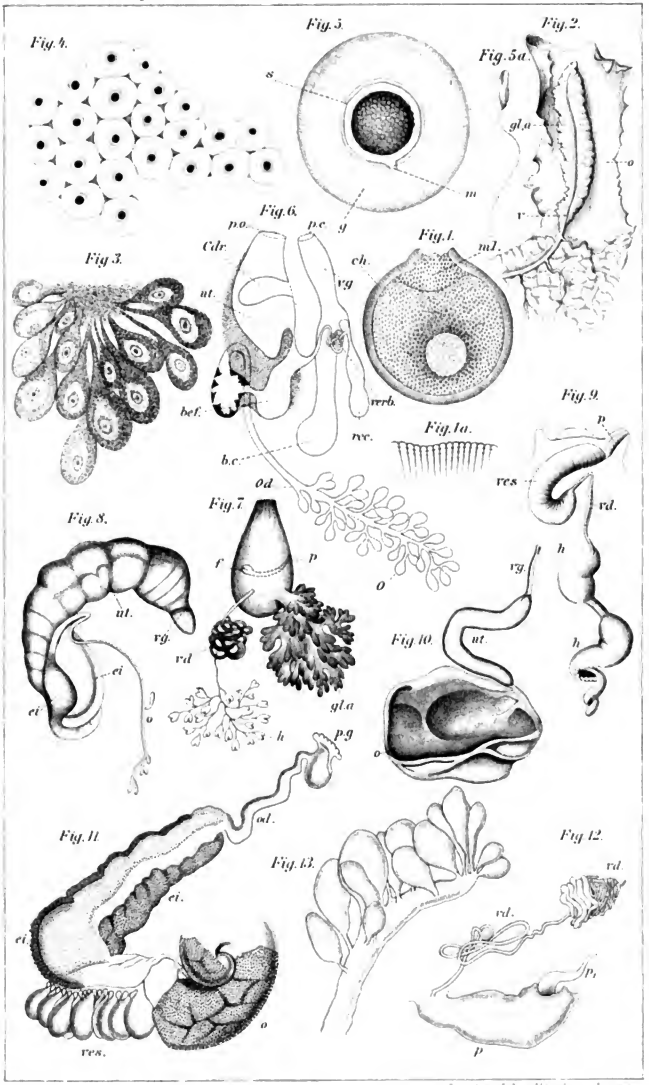
11. Weibliche Organe von *Chelyonotus Semperi* Bergh.

12. Männliche Organe von *Marsenia indecora* ohne den Hoden p_1. Retrahirbare Penisspitze. (Glans. Eigentlicher Penis.)

13. Samenblasen mit gemeinsamem Ausführgang von *Marsenia perspicua.*

Fig. 1 nach Patten. Fig. 2—5 nach Boutan. Fig. 6, 7 nach Lenssen. Fig. 8, 9 nach Baudelot. Fig. 10 nach Haller. Fig. 11—13 nach Bergh.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLIV.

Genitalorgane von Naticiden, Capuliden, Cyclostomatiden und longicommissuraten Neotaenioglossen.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

bc Bursa copulatrix.
gl Glans penis,
h Hoden,
o Ovar,
od Oviduct,
od' dessen drüsiger Abschnitt,
p Penis,
pg Porus genitalis,
rec Receptaculum seminis, wenn auch nicht überall mit Bestimmtheit,
sr Samenrinne,
ut Uterus, vielleicht auch Cocondrüse,
vd Vas deferens,
vd' dessen drüsiger Abschnitt,
vg Vagina.

Fig.

1. Männliche Organe von *Natica plumbea* Lam.
2. Weibliche Organe von *Natica mammilla*. *dr* Drüse (Receptaculum?)
3. Weibliche Organe von *Sigaretus neritoides* Lam.
4. Weibliche Organe von *Crepidula peruviana* Lam.

5—9. Geschlechtswerkzeuge von *Cyclostoma elegans* Lam.

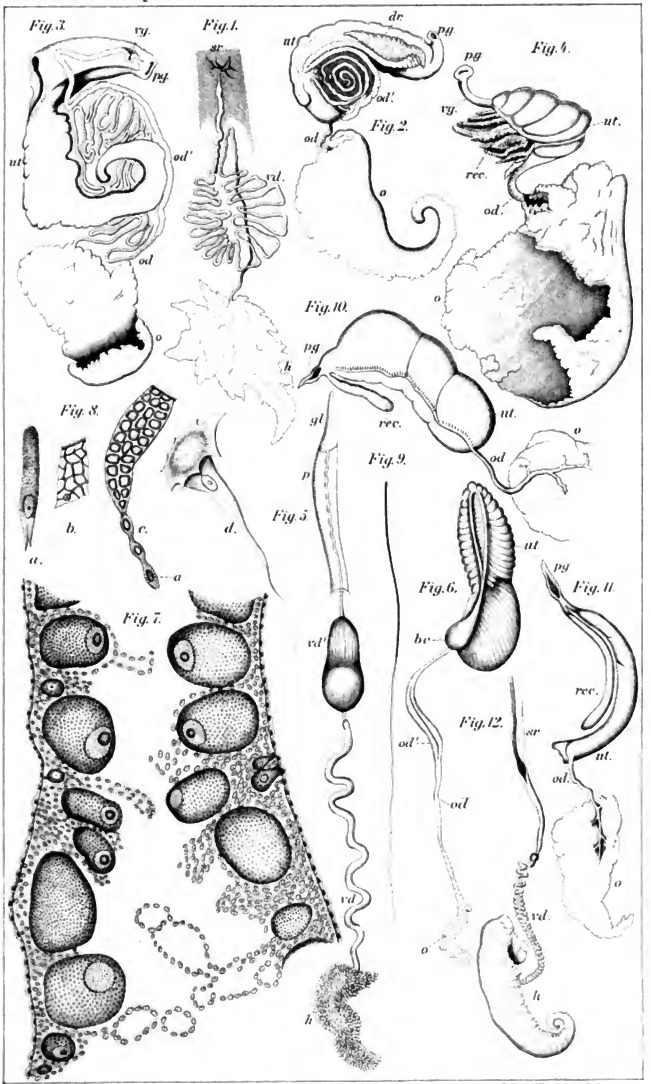
5. Männlicher Apparat.
6. Weiblicher Apparat.
7. Querschnitt durch den Eierstock.
8. Einzelne Zellen aus dem weiblichen Organ.
   a) Aus dem ersten Abschnitt des Oviducts.
   b) Aus dem grauen Abschnitt des Uterus.
   c) und d) Aus dem weissen Abschnitt desselben.
   e) Drüsenzelle.
   d) Calottenzelle.
9. Spermatozoon.
10. Weiblicher Geschlechtsapparat von *Cassidaria echinophora*.

11, 12. *Tritonium scabrum*.

11. Weiblicher Apparat.
12. Männlicher Apparat.

Fig. 1—4 und 10—12 nach Haller. Fig. 5—9 nach Garnault.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLV.

Geschlechtsorgane von longicommissuraten Neotaenioglossen, von Rhachiglossen, Stenoglossen und Hermaphroditen. Spermatozoen.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

ei Eiweissdrüse (in Fig. 1 Schalendrüse? Cocondrüse?),
er Eirinne,
h Hoden,
o Ovarium,
od Eileiter,
od' dessen drüsiger Abschnitt,
p Penis,
pg Geschlechtsöffnung,
pgf weibliche Geschlechtsöffnung,
pr Prostata,
rec Receptaculum seminis,
ut Uterus (Drüsenschlauch?),
ves Vesicula seminalis,
vg Vagina,
zd Zwitterdrüse,
zg Zwittergang.

Fig.

1, 2. *Strombus.*

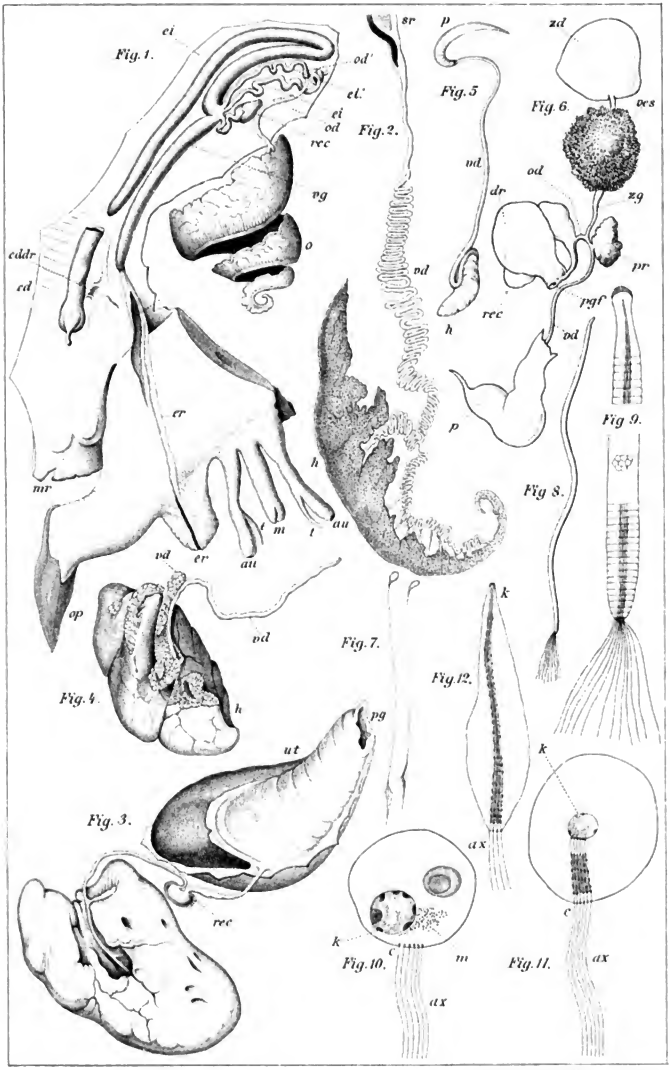
1. Weiblicher Apparat von *Strombus gigas*, zugleich mit dem Körper, soweit er zur Verdeutlichung der Eileitung nöthig ist. *au* Auge, *ed* Enddarm, *eddr* Analdrüse, *m* Mund, *mr* Mantelrand, *op* Operculum, *t* Tentakel. Die Bedeutung der Anhänge *ei* und *rec* ist hier unsicher.
2. Männlicher Apparat von *Strombus troglodytes* (ausser dem Penis).

3, 4. *Concholepas peruviana.*

3. Weiblicher Apparat. Ob die als *rec* bezeichnete Anschwellung des Eileiters als Receptaculum dient, bleibt unsicher.
4. Männlicher Apparat. Die Anfangstheile des aufgeknäuelten Samenleiters sind zum Theil in der Zwitterdrüse vergraben.
5. Männlicher Fortpflanzungsapparat von *Conus tulipa* Lam.
6. Zwitterapparat von *Onchidiopsis groenlandica.*
7. Zoospermien von *Valvata piscinalis.*
8—12. Wurmförmige Zoospermien von *Paludina vivipara.*
8. Reifes Spermatozoon.
9. Dessen genauere Structur.
10—12. Stadien aus der Spermatogenese. *ax* Axenfäden, *c* Centrosome, *k* Kern. *m* Mitochondrienkörner.

Fig. 1—4 nach Haller. Fig. 5 nach Quoy. Fig. 6 nach Pelseneer. Fig. 7 nach Bernard. Fig. 8 nach v. Brunn. Fig. 9 nach v. Erlanger. Fig. 10—12 nach Meves.

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt in Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLVI.

Wurmförmige Spermatozoen. Laichformen.

Digitized by Google

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLVI.

Wurmförmige Spermatozoen. Laichformen.

Digitized by Google

Fig.

1—5. Wurmförmige Spermatozoen.

1. Von *Pteroceras lambis.*
2. Von *Strombus lentiginosus,* mit zurückgeschlagener, medullirender Membran.
3. Von *Cypraea caput serpentis.*
4. Von *Murex brandaris, a* noch nicht ausgereift, *b* reif.
5. Verschiedene Formen von *Conus mediterraneus.*

6—24. Laichformen.

6, 7. *Hydrobia ulvae.*

6. *Hydrobia ulvae,* mit Eierhaufen, die von Sandkörnchen bedeckt sind.
7. Eierhaufen, losgelöst, von unten *s.*

8, 9. *Onchidiopsis groenlandica* Bgh.

8. Schwamm mit Bruthöhlen.
9. Deckel einer solchen Höhle.

10, 11. *Ampullaria.*

10. Eihaufen von *Ampullaria polita* Desh.
11. Laich einer anderen *Ampullaria.*
12. Laich einer *Natica.*
13. *Vermetus* mit Eikapseln in der Schale, nahe der Mündung. *c* Eikapseln. *mc* Spindelmuskel. *O* Deckel. *P* Fuss. *T* Tentakel. *X* Fussanhänge.

14—16. *Pyrula.*

14. Eikapseln, an gemeinsamem Band befestigt.
15. Ein Stück, von der anderen Seite gesehen.
16. Einzelner Cocon mit der Oeffnung, durch welche die Jungen ausschlüpfen.
17. Eikapseln von *Pyrula* oder *Busycon,* bez. *Fulgur.*
18. Eikapseln von *Conus.*
19. Eikapseln von *Neptunea antiqua L.,* $\times$ $^1/_2$.

20, 21. *Purpura lapillus.*

20. Laich.
21. Einzelne Eikapsel.

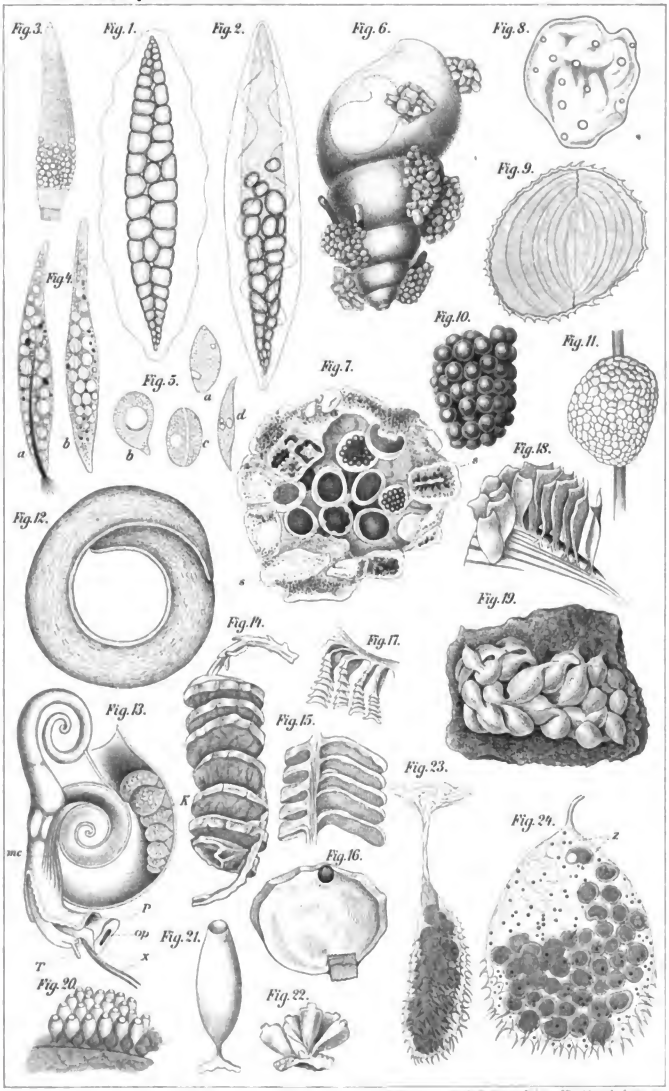
22. Eikapseln von *Murex erinaceus.*

23, 24. *Janthina umbilicata.*

23. Eikapsel vom Rande des Flosses, von der Kante gesehen.
24. Eine andere, von der Fläche gesehen. *z* Zooxanthellen.

Fig. 1—3 nach Brock. Fig. 4 nach R. Koehler. Fig. 5, 8, 9 nach Bergh. Fig. 6, 7 nach Hengking. Fig. 10 nach Semper. Fig. 11, 12, 15, 17—19 nach Cooke. Fig. 13 nach Lacaze-Duthiers. Fig. 14, 20, 21 nach Keferstein. Fig. 16 nach Fischer. Fig. 22 nach G. Jeffreys. Fig. 23, 24 nach Simroth.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLVII.

Ontogenese von Crepidula fornicata. Jüngere Stadien.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

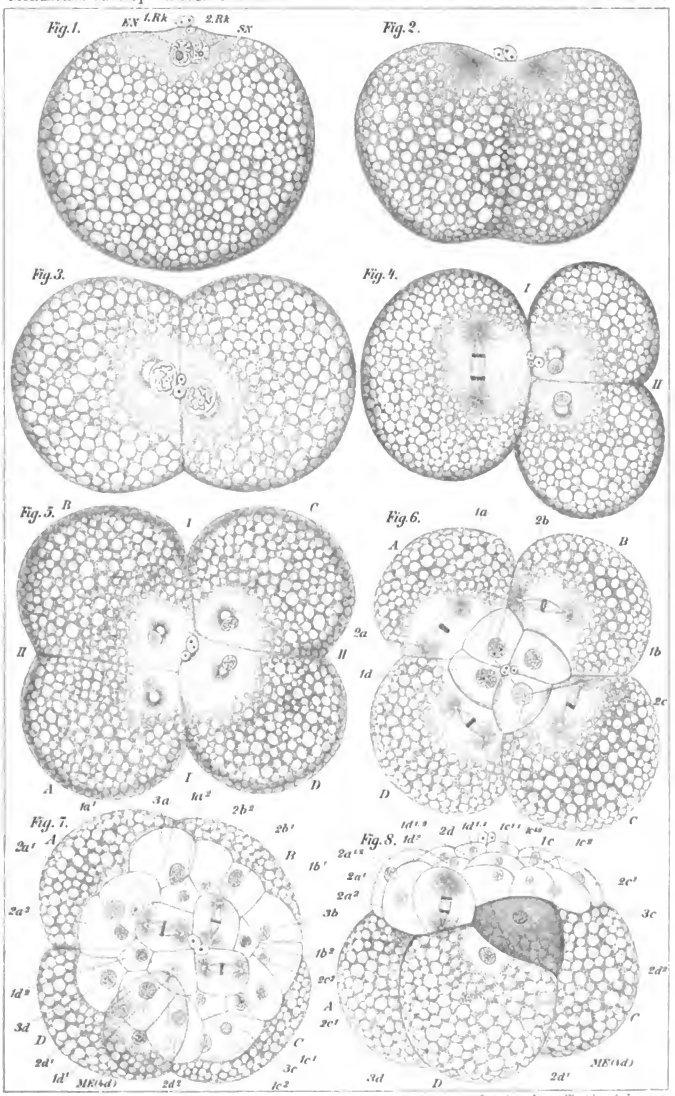
Rk Richtungskörperchen, *EN* Eikern, *SN* Spermakern. Die grossen Buchstaben A—D bezeichnen die Makromere, die kleinen Buchstaben die Mikromere. Die Zahl davor ist die Ordnungszahl des Quartetts. Die Zahlen dahinter bedeuten, jede für sich, je eine Theilung, z. B. $1a$ Mikromer des ersten Quartetts, $1a^1$ und $1a^2$ die beiden Abkömmlinge dieses Mikromers, $1a^{11}$ und $1a^{12}$ die beiden Abkömmlinge von $1a^1$, $1a^{21}$, und $1a^{22}$ die beiden Blastomere, die aus $1a^2$ hervorgegangen sind u. s. w. I und II die erste zweite Theilungsebene.

Fig.

1. Das Ei, in welchem gerade der männliche und der weibliche Pronucleus sich berühren.
2. Auftreten der ersten Theilungsebene. Die Tochterkerne sind noch nicht reconstruirt.
3. Das Ruhestadium nach der ersten Theilung. Man sieht, wie sich die beiden Blastomere einander genähert und die Berührungsebenen abgeflacht haben, ferner bemerkt man die Kerne in dexiotropischer Bewegung und die Aster mit den Protoplasmazonen.
4. Ungewöhnliches Stadium mit drei Blastomeren, wo die Theilungsebene erst einerseits sich zeigt.
5. Vollendung der zweiten Theilung.
6. Vierte Theilung, laeotropisch. Die Blastomere des ersten Quartetts haben sich in die Furchen, welche die Makromere trennen, hineingelegt.
7. Zweite dexiotropische Theilung des ersten Quartetts. Entstehung der Basalzellen des Kreuzes. $4d$ die Urmesodermzelle (Mesenteroblastzelle) ist gebildet. Der Embryo besteht aus 25 Zellen.
8. Ein wenig weiter vorgeschrittenes Ei von der Seite.

Alle Figuren nach Conklin.

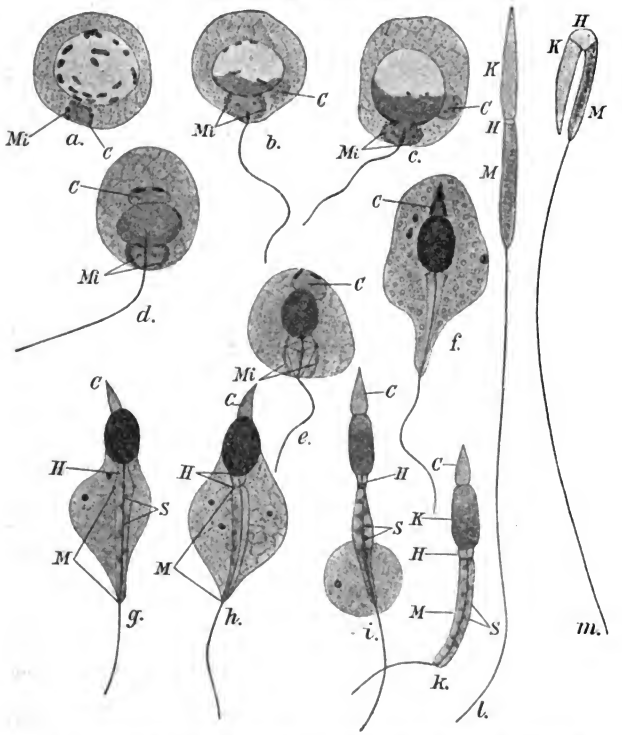
Digitized by Google



Digitized by Google

gehenden Fädchen sich nicht direct am Axenfaden, sondern in geringer Distanz von ihm an der Zellmembran anheften. Das Gitterwerk der doppelten Pyramide besteht in Wahrheit nicht nur aus Fädchen, d. h. den Kanten der Pyramide, sondern diese sind durch eine zarte Membran ver-

Fig. 149 a.



a.—k. Histogenese der Zoospermien von Enteroxenos von der Spermatide an. *l.* und *m.* fertige Spermien.

C Centrotheka. *H* Hals. *K* Kopf. *M* Mittelstück. *Mi* Mitochondrien. *S* Spiralfaden. Nach Kr. Bonnevie.

bunden. Wenn das Mittelstück völlig ausgewachsen ist, rücken die Ringkörner zu einer Platte zusammen, die jetzt die Grenze zwischen ihm und dem Hals bedeutet.

Die Mitochondrien bilden zumeist anfangs eine Schale um die Ringkörner *(a—e)*. Nachher werden sie wohl undeutlich, aber man sieht

Digitized by Google

schliesslich, dass der ausgestreckten Pyramide, die von den Ringkörnern nach der Zellwand sich auszieht, feine Körnchen in bestimmten Abständen sich auflegen, die sich dann zu einem Spiralfaden verbinden, der endlich das Mittelstück umgiebt. Die fertigen Spermien arbeiten sich dann aus den überflüssig gewordenen Cytoplasmaresten heraus, die sie einfach verlassen.

Für die oligopyrenen Spermien von *Paludina* hat Meves die Entwicklung in allen Stadien genau studirt und zwar von den Spermatogonien an. Er beschreibt eine doppelte Reifetheilung, die zur Bildung der Spermatiden führt. Wesentlich scheint dabei der nach jeder Richtung hin unregelmässige Verlauf der Vorgänge. Die Chromosome werden bei der Theilung nicht in einer Aequatorialplatte geordnet und nicht gesetzmässig halbirt und auf die beiden Zellen vertheilt; bloss ein geringer Antheil des Chromatins, wohl nur im Chromosom, gelangt zur regelrechten Auftheilung. Die übrigen werden weder wieder zu einem normalen Kern in jeder Tochterzelle vereinigt, noch sonst nach der Regel behandelt; einzelne bleiben getrennt und kapseln sich als Nebenkerne ab, in denen das Chromatin einseitig der Membran anliegt; die anderen bilden einen ähnlichen grösseren Kern. Schliesslich gelangen diese unordentlichen Stücke zumeist nur in die eine Spermatide, und die andere bleibt frei davon, was nichts ausmacht, da sie der Auflösung entgegen gehen. Ebenso unregelmässig verhalten sich die Centralkörperchen, die nach der ersten Theilung ein unregelmässiges Idiozom um sich haben, dass dann immer mehr zurücktritt und schwindet. Zunächst spaltet sich das Centralkörperchen in 2, die aber keine bestimmte Lage haben. Sie können ausserordentlich gross werden. Dann zerfällt jedes wieder in ganze Gruppen, die sich zertheilen können. Bei der Zelltheilung nehmen sie wenigstens die normalen Gegenpole der Zelle ein. Nach der ersten Theilung sprossen von ihnen aus je 12 Cilien heraus, die nachher die 12 Geisseln jeder Zoospermiums werden. Der Rest der Chromosome bildet über ihren Wurzeln eine Kappe. Sie durchziehen das ganze Mittelstück und erhalten einen Mitochondrienmantel. Das Cytoplasma, in dem sich die unregelmässigen Chromosome verloren haben, wird nicht abgestreift, wie wirs oben bei den eupyrenen sahen.

Bei *Cerithium vulgatum* sind die apyrenen Spermien nach Stephan langkonisch, mit einem Büschel von Cilien an der Basis, vermöge deren sie sich lebhaft bewegen. Die junge Spermatide sieht ähnlich aus, wie die von *Paludina*, die Cilien entspringen von Centralkörpern, die als Wimperwurzeln dicht unter der Zellmembran liegen; daran ein schwacher Kern und eine Art Idiozom. Der Kern schwindet, das Idiozom, an der Spitze der nach innen durch das Cytoplasma dringenden Wimperwurzeln, ebenfalls. Wenn das Wimperbüschel den andern Pol der Zelle erreicht hat, die dabei immer mehr konisch ausgezogen wird, tauchen im Cytoplasma zahlreiche Körperchen unbekannter Herkunft auf, die einen Mantel um die Wimperwurzeln bilden, — Mitochondrien? Das fertige Gebilde

Digitized by Google

besteht also nur aus den Wimperwurzeln in diesem Mantel, woraus die freien Geisselenden hervorragen.

Die apyrenen Zoospermien von *Nassa* sind spindelförmig mit klarem Cytoplasma und wenig Differenzirungen darin, denn alle Wimpern sind unbeweglich, ähnlich denen von *Murex*, doch kleiner. Während der Entwickelung allerdings zeigt die Spermatide einen Wimperbüschel, von Centralkörperresten, die einen Ring bilden, ausgehend. Ausserdem ist noch ein Kern vorhanden und kleine abgekapselte Nebenkerne, wie bei *Paludina*. Die letzteren aber gehen vollkommen durch Auflösung im Cytoplasma verloren. Von der Basis der Geiseln aber wächst ein Kegel nach innen in die Zelle hinein bis zu ihrem Gegenpole, diesen herausdrängend und damit die Spindelform der Zelle erzeugend. Gleichzeitig gehen die Cilien und ihr basaler Ring verloren, und das Spermatozoon ist gänzlich apyren geworden.

9. Fortpflanzungszeit.

Ausser zerstreuten Angaben, die gelegentlich der Entwickelungsgeschichte gemacht wurden, haben wir wenigstens von einer Stelle systematische Beobachtungen, nämlich von Neapel durch Schmidtlein und Lo Bianco*). Leider fehlt es an genügenden Parallelen aus tropischen und kalten Meeren, so dass eine Gesetzmässigkeit sich bis jetzt kaum ableiten lässt. Wenn Cooke schliessen will, dass die Seeschnecken vorwiegend die kalte Jahreszeit benutzen, so steht dem z. B. die von Vallentin beobachtete Thatsache gegenüber, wonach *Natica impervia* Phil. an den Falklandinseln im November laicht (Journ. of Conchology X, 1901). Allerdings laicht z. B. *Lacuna puteolus* in England im Januar, *Littorina littorea* aber das ganze Jahr über (Jeffreys). Ich stelle eine Anzahl der Thatsachen zusammen. Besonders interessant scheint die Abhängigkeit von der Wärme bei *Trochus*.

Patella coerulea. Künstliche Befruchtung im November. Die Eier entwickeln sich. Neapel (Lo Bianco).

Trochus granulatus. Eiablage im October. Neapel (Lo Bianco).

Tr. sp. Eine kleine *Trochus*-Art laicht in Neapel vom Januar bis April (Lo Bianco).

Tr. granulatus laicht in Banyuls im November (Robert).

Tr. striatus bindet sich in Banyuls an gar keine bestimmte Zeit, sondern laicht das ganze Jahr über, im Winter allerdings weniger, am stärksten in der zweiten Hälfte des März und im April. Ende Mai findet eine Abnahme statt. Unter den Alten herrscht nach dem Laichen grosse Sterb-

*) R. Schmidtlein, Beobachtungen über die Trächtigkeits- und Eiablage-Perioden verschiedener Seethiere. Mittheilungen aus d. zool. Station Neapel. I. 1879.

— Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen grösserer pelagischer Thiere und Anmerkungen über Fortpflanzungsverhältnisse einiger Seethiere im Aquarium. Ibid. II. 1881.

S. Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Ibid. VIII. 1888 und XIII. 1899.

Digitized by Google

lichkeit. In Roscoff laicht die Art von Juni bis September, besonders reich Ende August. Ebenso verhält sich hier *Tr. exasperatus.* (Robert).

Tr. conuloides besonders zweite Hälfte des Juli, doch auch schon Ende April und bis zum October. Roscoff (Robert).

Tr. magus laicht Ende Juni und Juli. Roscoff (Robert).

Tr. cinerarius Juni. Roscoff (Robert).

Danach laichen die *Trochus*-Arten im Süden, bei Neapel, mehr im Winter, im Norden, bei Roscoff, mehr im Sommer.

Haliotis tuberculata entleert Sperma im Juni, gleichzeitig beginnen die Eier zu reifen. Neapel (Lo Bianco).

Fissurella nubecula laicht im Mai und Juni. Neapel (Lo Bianco).

Bei *Neritina fluviatitis* fand Lenssen die Bursa copulatrix im Juni mit Sperma gefüllt, das sonst nur im Receptaculum seminis angetroffen wird, daher er auf kurz vorhergegangene Begattung schliesst. Nach Blochmann findet die Eiablage im Neckar von April bis October statt, und zwar Nachts.

Crepidula fornicata laicht von Ende Juni bis Mitte August. Die Exemplare, die auf *Limulus* sitzen, beginnen früher als die am Boden, weil sich *Limulus* im durchwärmten, flachen Wasser aufhält. *Cr. plana* und *Cr. convexa* setzen etwas später ein und hören erst in der ersten Hälfte des September auf. New-England-Küste (Conklin).

Cr. unguiformis hat im Mittelmeer vielleicht zwei Laichperioden; es finden sich Eier auf der Alten sowohl im Februar und April, als im October. Neapel (Lo Bianco).

Calyptraea chinensis trug Eier, bereits in der Entwickelung, vom Januar bis April. Neapel (Lo Bianco).

Capulus hungaricus trägt Eikapseln im Mai und Juni. Neapel (Lo Bianco).

Cypraea pyrum. Eier in Furchung im November, Veligerlarven im September. Neapel (Lo Bianco).

Ovula adriatica Sow. laicht von Februar bis Mai. Neapel (Lo Bianco).

Cyclostoma elegans begattet sich im Sommer, am stärksten im Juni, doch auch noch im August. Eiablage und Entwickelung sind unbekannt. Frankreich (Garnault). In Mitteldeutschland habe ich dasselbe beobachtet.

Pomatias traf ich in Piemont im September in Copula.

Hydrobia ulvae legt ihre Eihäufchen in der Nordsee hauptsächlich im Mai ab (Henking).

Natica josephina und *millepunctata* laichen von Februar bis Mai. Neapel (Lo Bianco, Bobretzky).

Janthina communis wird bei Neapel nur selten durch den Scirocco in den Golf getrieben. Eier in verschiedener Entwickelung im August und November (Schmidtlein). Ob in den Tropen eine bestimmte Periodicität herrscht, ist unbekannt.

Digitized by Google

Marsenia sp. Echinospira diaphana, vermuthlich die Larve von *Marsenias. Lamellaria perspicua*, zeigt sich bei Neapel im März und September (Lo Bianco). *L. perspicua* laicht an der englischen Küste vom Februar bis Mai (Jeffreys).

Vermetus gigas laicht bei Neapel im Frühjahr, October bis December, *Cerithium vulgatum* umgekehrt im Sommer, Juni und Juli (Lo Bianco).

Bythinia tentaculata laicht reichlich von Mitte Mai bis Ende Juli, spärlich noch im August (P. Sarasin).

Bythinella Dunkeri laicht nach Lauterborn (l. c.) bereits im Februar, woraus der Autor u. a. auf die Reliktennatur der Schnecke aus der Eiszeit schliesst.

Bei *Vitrella Quenstedtii* erfolgt die Begattung im Februar, die Eiablage beginnt Ende März. Den ganzen Sommer über findet man Weibchen mit Eiern (Seibold. l. c.).

Valvata cristata laicht im August (Moquin-Tandon).

Tiphobia ist im Juni und Juli trächtig (Moore).

Cassidaria echinophora laicht in Neapel im Aquarium im April, Laichmassen fanden sich von April bis Juni, seltener von September bis November (Lo Bianco).

Cassis sulcosa laicht im Aquarium im Juli (Lo Bianco).

Dolium galea pflanzt sich besonders im Herbst fort, von August bis Januar, am stärksten von September bis November; im Aquarium laichte es vom August bis October. Neapel (Lo Bianco).

Tritonium nodiferum begattete sich im Aquarium im December und Juni, Laich fand sich von December bis Juni; *Tr. cutaneum* laicht im Mai und Juni, sowie im September, *Tr. parthenopaeum* im August und September. Neapel (Lo Bianco).

Atlanta Peronii. Die jüngsten Larven fanden sich in Plankton in 100—150 m Tiefe von October bis März, im Oberflächenplankton von Juni bis März. Neapel (Lo Bianco).

Oxygyrus Keraudrenii. Kleine in 100—150 m Tiefe im October. Neapel (Lo Bianco).

Carinaria mediterranea. Die Weibchen tragen Eierschnüre mit jüngsten Stadien vom März bis Mai, Junge von 1 cm Länge fanden sich oberflächlich im Januar, solche von 7 mm bei 150 m im September. Neapel (Lo Bianco).

Firoloides Desmarestii pflanzt sich während des ganzen Jahres fort, besonders aber im Winter. Neapel (Lo Bianco).

Pterotrachea coronata trug Eierschnüre von Januar bis April, *Pt. mutica* im Winter und Frühling, doch auch im Herbst. Neapel (Schmidtlein, Lo Bianco).

Nassa mutabilis laicht von Januar bis Mai und im August. Neapel (Lo Bianco).

Euthria cornea laicht von Juli bis November. Neapel (Lo Bianco).

Digitized by Google

Murex brandaris und *M. trunculus* laichen im Mai und Juni. Im October finden sich Veligerlarven in den Cocons. *M. erinaceus* legt die Kapseln umgekehrt im Winter ab, im Januar und Februar. Neapel (Lo Bianco).

Fasciolaria lignaria laicht im Juni und Juli, wenn anders die Deutung der Cocons correct ist. Neapel (Lo Bianco).

Fusus syracusanus zeigte verschiedene Entwickelungsstadien in den Kapseln von Juni bis December. Neapel (Lo Bianco).

Eine aufmerksame Durchsicht der Ergebnisse von Neapel legt den Schluss nahe, dass eine Reihe von Vorderkiemern des Mittelmeers eine doppelte Laichperiode hat, im Frühjahr und Herbst, bez. Sommer und Winter, wie eine solche nach Semper vielen Landschnecken des Mediterrangebietes zukommt. Hierher würden etwa *Crepidula unguiformis*, *Tritonium cutaneum*, *Murex brandaris* und *trunculus*, *Nassa mutabilis* zu rechnen sein. Für bestimmtere Behauptungen fehlen noch die Unterlagen.

Hier mag noch eine Bemerkung über *Paludina* Platz finden. Der Umstand, dass ein Uterus die Eier distalwärts in immer fortschreitender Entwickelung zeigt, deutet auf eine fortwährend wiederholte Befruchtung. Dazu muss der Spermavorrath im Receptaculum dienen, sobald ein Ei von dem kleinen Ovar aus durch den Oviduct herabgleitet. Ueber die Begattung scheint nichts bekannt. Es ist wohl ganz unmöglich, dass der Penis durch den Uterus bis zum Receptaculum vordringt, nachdem der Uterus die definitive Ausdehnung erlangt hat und 20—40 Embryonen enthält. Leydig machte die Beobachtung, dass von August bis October die grösseren Weibchen meist grössere, selten ganz junge Embryonen enthielten, die kleinen dagegen junge und jüngste. Die Embryonen in den kleinen Weibchen sind zugleich transparenter. Nach meiner Erfahrung wie nach der Angabe von Toenniges werden die Jungen im ersten Frühjahr geboren, worauf die grossen Mütter absterben. Die Vermuthung liegt nahe, dass die Jungen in einem Sommer heranwachsen, auf relativ jugendlicher Stufe begattet werden und dann erst ihren Uterus zu voller Länge entwickeln. Die verschiedene Grösse der Embryonen liefert die verschiedenen Stufen. Die grossen Weibchen kommen dann wohl von den ersten Jungen des Frühlings, bei denen die Begattung im ersten Frühjahr statthat, daher ihre Embryonen, bei niederer Temperatur angelegt, mehr Pigment abscheiden.

10. Muthmassliche Phylogenie der Genitalorgane.

Sicherheit kann für die phyletische Entwickelung des Geschlechtsapparates noch nicht erlangt werden, wohl aber, wie mir deucht, ein guter Grad von Wahrscheinlichkeit. Meiner Meinung ergiebt sich ungefähr folgendes Bild:

Die ursprüngliche Anlage war die hermaphroditische, und zwar vermuthlich anfangs, wie bei den Turbellarien, mit Trennung der männlichen

Digitized by Google

und weiblichen Keimdrüsenfollikel. Dafür spricht *Cocculina* unter den Neritiden und jene Schmarotzer, bei denen sich, nach einer weiter verbreiteten Regel, der Zeugungsapparat, im Gegensatz zu den übrigen Organen, am wenigsten veränderte. Für den Hermaphroditismus spricht ferner die hohe Uebereinstimmung der männlichen und weiblichen Organe bei manchen diöcischen Formen, z. B. *Cyclostoma*, in Beziehung auf die Ausbildung im Einzelnen wie auf die Structur der Gonade; dahin gehört ausserdem die Zwitterhaftigkeit jener Diotocardien, die mit Proterandrie verbunden und daher wahrscheinlich in den meisten Fällen noch übersehen ist. Dabei sind stets schon die männlichen und weiblichen Follikel zu einer einheitlichen Drüse verbunden. An den Oviduct schlossen sich eine Anzahl Drüsen zur Bildung von Ei- und Coconhüllen.

Bei dem Untertauchen unter den Meeresspiegel wurden die anfänglichen Landthiere in der Brandung mehr oder weniger sesshaft. Dabei ging den meisten, je nach dem Grade der Sessilität, die Copula verloren, wobei darauf hinzuweisen ist, dass die Diotocardien der Tiefsee zumeist noch ihre Begattungswerkzeuge besitzen. Der Verlust wurde nur möglich, indem die Schnecken die Coconhüllen und härteren geschlossenen Eischalen einbüssten, so dass dem Sperma im Meerwasser Zutritt gewährt wurde. Es schwinden also jene secundären Drüsen. Bei der höchsten Sessilität — Docoglossen, *Haliotis* — gehen sie mitsammt dem Eileiter verloren, und die Entleerung der Gonade findet unter Dehiscenz durch die rechte Niere statt. Bei den Fissurelliden bleibt vielleicht noch ein Rest des Eileiters, der sich mit ihr verbindet. Bei den Trochiden ist die Sessilität weniger ausgesprochen, daher auch noch ein lockerer Laich vorkommt. Immerhin zeigen auch sie schon in dem geringeren Umfange des linken, als Niere fungirenden Nephridiums und in der Benutzung des rechten als Geschlechtsweg Neigung zur regressiven Umbildung. Die Monotocardien stellen den directen Weg dar, wobei *Paludina*, die Strombiden und Heteropoden eine ziemlich gerade Linie bilden. Die sämmtlichen Monotocardien dürften den ursprünglichen Genitalschlauch der Urformen bewahrt haben.

Das Gros der Rhipidoglossen (ausser den Neritiden) und die Docoglossen sind also am weitesten durch regressive Umbildung vom normalen Weg entfernt.

Bei diesem Hergang wird ein bis zum Penis geschlossenes Vas deferens anfänglich vorausgesetzt, wie es auf dem Lande nothwendigerweise vorhanden sein muss. Erst nach dem Untertauchen unter das Meer scheint der bequemere Weg, das Sperma in oberflächlicher Wimperfurche zu leiten, möglich geworden zu sein; so viel ich sehe, haben die Süsswasserformen ebensowenig die äussere Samenleitung als die terrestrischen, wovon die Ursache vermuthlich eine rein chemische ist, wie denn alle Experimente der künstlichen Befruchtung an Schnecken ausserhalb des mütterlichen Körpers bisher ausnahmslos im Seewasser angestellt wurden. Wenn eine solche Anschauung der modernen Vorstellung zuwiderläuft, so

Digitized by Google

befindet sie sich doch in Uebereinstimmung mit Keferstein's Vorstellung, wonach sich der Samenleiter oft zur Wimperfurche „geöffnet" hat.

Freilich stösst hier eine noch weitere Untersuchung nach rückwärts auf eine neue Schwierigkeit. Die Epitänie, als Samenrinne gedacht, ist nichts anderes als jene Furche, die bei den Pulmonaten vom Mantel zur rechten vorderen Ecke des Fusses hinunterzieht und in deren Verlaufe der Genitalporus zu liegen pflegt. Ihr entspricht aber eine ebensolche Furche auf der linken Seite, die auch bei einigen Vorderkiemern vorkommt. Hier versagt vorläufig die Speculation.

Vielleicht weist die Thatsache, dass bei manchen Prosobranchien bald ein geschlossenes Vas deferens, bald eine offene Samenrinne vorkommt, in einer neuen Richtung. Die Vermuthung liegt nahe, beide Vorkommnisse als verschiedene Zustände in demselben Individuum aufzufassen. Dann wäre das Thier zuerst männlich, nachher weiblich, und im Uebergange würde sich das Vas deferens zur Samenrinne öffnen, die nachher bei *Strombus* noch als Eirinne benutzt würde. Solcher mit Proterandrie verbundener Hermaphroditismus dürfte verbreiteter sein, als wir bisher ahnen. Die Zwergmännchen von *Crepidula*, *Navicella* u. a. sind wohl in diesem Sinne zu deuten, so gut wie die oft auffallende Uebereinstimmung des gesammten Genitalschlauchs in beiden Geschlechtern. Hier können nur erneute Untersuchungen Klarheit schaffen. Ob freilich ein Penis wieder ganz schwinden kann, bleibt noch ganz fraglich. Viele Vorderkiemer sind zweifellos rein diöcisch.

Es scheint, dass die Vorderkiemer ihren anfänglichen Hermaphroditismus von den Turbellarien ererbt haben, und damit haben sie von ihnen auch die doppelte Form der Spermatozoen, der wurmförmigen und der normalen, überkommen. Ob die ersteren noch bei den ältesten Gastropoden functionsfähig waren, bleibt vorläufig dahingestellt. Man möchte sagen, dass die Spermabildung noch nicht typisch geworden und präcisirt ist. In dem gleichen labilen Zustande befinden sich aber die Eier, die oft verschwenderisch verschleudert werden; das ist allerdings nur scheinbar, insofern als die wenigsten von ihnen typisch ausgebildet sind und einen normalen Embryo liefern können. Spermatozoen und Eier sind eben bei den Vorderkiemern, anscheinend nur bei denen des Wassers, noch nicht vollwerthig durchgebildet.

In dieser Ableitung erscheinen die Neritiden (wohl ausser *Navicella*) als die ersten dauernd getrenntgeschlechtlichen Formen. Das wirft aber ein weiteres Licht auf die Niere. Die ursprünglichen Gastropoden hatten eine Zwitterdrüse und zwei Nephridien. Davon ist die rechte (ursprünglich linke) verloren gegangen durch Raumverdrängung. Sie hat sich nur da gehalten, wo sie gleichzeitig in den Dienst der Geschlechtswege trat: bei den weiblichen Neritiden als Receptaculum und bei den ihrer distalen drüsigen Geschlechtswege verlustig gegangenen Docoglossen und Rhipidoglossen als Ausführgang der Zeugungsstoffe während der Brunstzeit.

Digitized by Google

Hinweisen möchte ich hier zum Schluss noch auf die wichtige Thatsache, dass die wurmförmigen Zoospermien nur bei Formen, die im Wasser leben, sich finden. Der schärfere Zwang des Landlebens erfordert die ausgebildete, wirkungsvolle Geisselform, und nur im Wasser tauchen jene von Turbellarien ererbten Reste auf. Dem entspricht aber genau die Ausbildung der Eier. Alle Formen des Landes und solche, die dazu noch nächste Beziehungen haben, wie *Ampullaria* und *Littorina*, legen, so viel wir wissen, nur entwickelungsfähige Eier ab. Im Meere wird das Verhältniss anders; die scharfe Regel lässt nach, und eine überreiche Production erlaubt vielen unreifen und unvollkommenen Eiern Lösung und Austritt. Für beiderlei Zeugungsstoffe ist das Gleichgewicht im Wasser labil geworden. Die Zeit ist noch nicht reif, derartige Principien bis in ihre Consequenzen zu verfolgen.

Nachträge.

Zwitterformen. Auch von einer neuen Taenioglossengattung, *Odostomiopsis*, aus der Ausbeute der Valdivia meldet Thiele eine Zwitterdrüse.

Fortpflanzungszeit. *Natica impervia* Phil. von den Falklandsinseln laicht nach Vallentin im November (Journ. of Conchology X. 1901).

Digitized by Google

B. Ontogenie.

Nach der grossen Menge einschlägiger Arbeiten*), die seit der ersten ausführlichen Abhandlung von Leydig über *Paludina*, den Angaben von Lacaze-Duthiers über *Vermetus*, von Lovén über *Rissoa*, von Korén und Danielssen über *Buccinum*, von Joh. Müller über *Entoconcha*, von Semper über *Ampullaria* etc. allmählich bis auf die moderne Höhe gebracht worden sind, d. h. bis zur Verfolgung der einzelnen Blastomere in ihren Schicksalen zum mindesten bis zu ihrem Antheil am Aufbau der Larvenorgane, scheint sich mit Bestimmtheit ein Doppeltes zu ergeben: einmal die hohe Uebereinstimmung mit den Turbellarien, bez. den Polycladen sowohl, als mit den Anneliden, zweitens die hohe Uebereinstimmung der Gastropoden, zum mindesten der Prosobranchien untereinander.

*) Zu den früher angegebenen Arbeiten (242—265. 1518—1595. 1068. 1353. 1375. 1423. 1434) kommen noch im Wesentlichen die folgenden:

L. Boutan, La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. Arch. de Zool. expér. et génér. (3.) VII. 1899.

—— La détorsion chez les Gastéropodes. Arch. de Zool. expér. et géner. (3.) X. 1902.

E. G. Conklin, Preliminary note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and *Urosalpinx cinerea*. J. Hopkins' University circular X. 1891.

—— The embryology of *Crepidula*, a contribution to the cell lineage and early development of some marine Gasteropods. Journ. of Morphol. XIII. 1897

H. E. Crampton, Experimental studies on Gasteropod development. Arch. f. Entwicklungsmechanik. III. 1896.

A. Goette, Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Mollusken. Verhdlgn. d. deutschen zool. Ges. VI. 1896.

K. Grobben, Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Arb. zool. Instit. Wien-Triest. XII. 1899.

L. Plate, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. System. IX. 1896.

A. Robert, Sur le développement des Troques. Compt. rend. acad. sc. Paris. CXXVII. 1898.

—— Sur la ponte des Troques. Ibid. CXXXII. 1901.

—— Sur la segmentation dans le genre *Trochus* Ibid.

—— Recherches sur le développement des Troques. Arch. zool. exp. et gén. (3.) X. 1902. Die abschliessende Hauptarbeit.

J. Thiele, Ueber die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. f. Naturg. LXVII. 1901.

C. Toenniges, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. LXI. 1896.

Andere Arbeiten sind im Text citirt.

Digitized by Google

Die Uebereinstimmung mit Polycladen und Anneliden soll hier nicht weiter verfolgt werden. Sie zeigt indess, dass die Speculationen über die Herkunft der Mollusken, im Speciellen der Gastropoden, durch die Entwickelungsgeschichte schwerlich über die Beschränkung auf die zwei Wurmgruppen hinaus gefördert werden können. Die Ontogenie scheint zu beweisen, dass wir die Weichthiere von keiner anderen Thiergruppe ableiten dürfen. Aber ob sie den Turbellarien näher stehen oder den Anneliden, das wird sich vermuthlich nur auf anderem Wege ausmachen lassen, als auf dem der Embryologie.

Die Harmonie der Gastropodenentwickelung untereinander wird nur durch die grössere oder geringere Dottermenge verdunkelt und modificirt, aber keineswegs aufgehoben. Sie gestattet es, von den neuesten und eingehendsten Arbeiten, wie sie von Robert für *Trochus*, von Conklin für *Crepidula* vorliegen, auszugehen und die Angaben älterer Autoren, in erster Linie nach Korschelt und Heider's Lehrbuch, einzufügen. Für die Bedeutung des Dotters nur ein Beispiel:

Bei den *Crepidula*-Arten steht die Eigrösse im Allgemeinen im umgekehrten Verhältniss zur Anzahl der Eier. Je grösser aber das Ei, bez. seine Dottermenge, um so mehr wird die Entwickelung abgekürzt, so dass die kleinsten Eier einen Veliger liefern, der zwei bis drei Wochen umherschwärmt, bei den grössten aber das Veligerstadium ganz unterdrückt wird. Die Jungen setzen sich unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus der Eikapsel fest (Conklin). Weiteres unten unter Metamorphose. Das Beispiel zeigt, wie wenig der verschiedene Dottervorrath oder der Grad der Metamorphose mit der systematischen Verwandtschaft zusammenhängt.

Die Reifung des Eies, bez. die Vorbereitung zur Befruchtung, ist die allgemein verbreitete, d. h. die Reifungstheilung liefert zwei Polzellen oder Richtungskörperchen, von denen die eine sich abermals völlig oder unvollkommen theilt. So wird die Zahl der vorher auf das Doppelte der Norm gebrachten Chromosomen auf die Hälfte der Norm reducirt. Es entspricht das also dem Vorgang bei der Samenbildung, wo ebenfalls jede Spermatide die Hälfte der normalen Chromosomen erhält, was freilich neuerdings wieder in Zweifel gezogen worden ist. Durch Vereinigung des Ei- und Spermakerns wird nunmehr in der Befruchtung ein neuer Eikern mit normaler Chromosomenzahl hergestellt, und die Furchung kann beginnen. Parthenogenetische Entwickelung unbefruchteter Eier ist bisher nicht bekannt geworden.

Die Gesetzmässigkeit ist freilich zumeist an Pulmonaten festgestellt worden. Doch genügt wohl der Nachweis der Uebeinstimmung, wenigstens bei *Paludina*, für die Verallgemeinerung.

Da Robert's Arbeit über *Trochus* diejenige ist, die ganz streng sich an die Verfolgung der einzelnen Blastomere bindet, so dürfte es am gerathensten sein, ihr nachher ein besonderes Augenmerk zu schenken, trotzdem einige Wiederholungen kaum zu umgehen sind.

Digitized by Google

Die Furchung bis zur Keimblätterbildung (XLVII).

Alle Gastropodeneier sind, soweit bekannt, holoblastisch, die Furchung ist eine totale; freilich kann bei sehr hohem Dottergehalt, der den Rhachiglossen zuzukommen scheint, die Umwachsung des Dotters durch das Ektoderm schliesslich so spärlich werden, dass das Ei beinahe als meroblastisch anzusehen ist, wie im strengen Sinne unter den Weichthieren allein bei den Cephalopoden. Die Furchung kann anfangs äqual sein, wird aber sehr bald zu einer inäqualen. Die erste Furche verläuft meridional unter den Richtungskörperchen durch und zerlegt das Ei in zwei mehr oder weniger gleiche Blastomeren. Die genaueren Feststellungen ergeben, dass bei *Trochus* die erste Furche ohne Drehung von rechts vorn nach links hinten verläuft (Robert). Bei *Crepidula* setzt dagegen der Spiraltypus schon hier ein; die Kerne bleiben nicht symmetrisch zur ersten Furche (die am animalen Pol tiefer ist als am vegetativen), sondern stellen sich schräg dazu unter Rechtsdrehung. Die erste Furchung ist daher bereits dexiotrop. Die zweite ist dann läotrop, die dritte wieder dexiotrop und so abwechselnd weiter, wohl bei allen Formen, nur eben in der ersten verschieden beginnend. Die erste Furchung liefert gleiche Blastomere bei *Trochus*, *Neritina*, *Fissurella*, *Paludina* (Toenniges), *Crepidula*, *Fusus* (Bobretzky), ungleiche bei *Patella* (Patten), *Nassa*, *Ilyanassa*, *Urosalpinx*. Da aber bald das eine Blastomer, das der Hinterhälfte entspricht, bald das andere grösser ist, so ist damit vorläufig weiter nichts anzufangen. Die zweite Furche verläuft ebenso meridional, unter 90° zur ersten. Die dadurch entstandenen vier Blastomere ordnen sich nicht vollkommen radial, sondern so, dass bereits eine gewisse Bilateralität zum Ausdruck kommt; zwei gegenüberliegende nämlich berühren sich, die anderen beiden sind mithin voneinander getrennt. Die Berührungslinie der ersteren entspricht der Queraxe des Körpers, durch die voneinander getrennten wird die Sagittalebene bezeichnet. Bei *Crepidula* dagegen ist diese Berührungslinie, die bei den verschiedenen Autoren natürlich verschiedene Namen führt und zumeist Polarfurche heisst, schräg von links vorn nach rechts hinten gerichtet. Uebrigens entsteht die zweite Furchung nicht in Folge einer einfachen, zusammenhängenden Linie, sondern jedes Blastomer theilt sich für sich, bisweilen zeitlich getrennt (Conklin). Dabei kommt es auf die Dottermenge an, die das Ei enthält. Je grösser diese, um so mehr gleicht die Berührungslinie am animalen Pol der am vegetativen. Beim geringsten Betrag ist die Linie nur am vegetativen Pol ausgeprägt und fehlt am animalen ganz. Dabei liegen die seitlichen Zellen *A* und *C* in einem etwas höheren Niveau als *B* und *D*, d. h. die vordere und hintere.

Durch eine Aequatorialfurche werden jetzt alle vier Blastromere in je zwei zerlegt von ungleicher Grösse. Die vier kleineren, die Mikromere, liegen oben unter den Richtungskörpern am animalen Pole des Embryos als erstes Quartett, die vier grossen, die Makromere, unten am vegetativen. Die Grössendifferenz zwischen Mikro- und Makromeren kann sehr

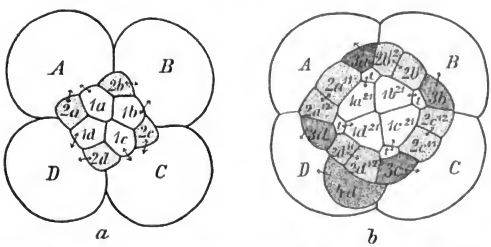
Digitized by Google

wechseln, vermuthlich nach dem Dotterreichthum. Je mehr Dotter, um so grösser die Makromere, so dass die Mikromere schliesslich verschwindend klein ausfallen, so bei *Fulgur* nach McMurrich; umgekehrt ist der Unterschied gering bei *Patella* (Patten), mässig auch bei *Trochus* (Robert) und *Paludina* (Toenniges). Die Mikromere stellen sich, bei *Crepidula* unter activer Bewegung, so, dass sie in die ersten Furchungsebenen fallen, also mit den Makromeren abwechseln, nach dem Spiraltypus.

Abermals lösen sich vier Mikromere von den Makromeren ab, und dasselbe geschieht dann noch einmal, also entstehen drei Quartette. Die Schemata von *Neritina*, *Ilyanassa*, *Crepidula*, *Trochus* und zwei Heteropoden, die auf den nächsten Seiten folgen, zeigen übereinstimmend die Entstehung der drei Generationen von Mikromeren auf diesem Wege. Die Kernspindeln lassen, wie überall, den Verlauf dieser Vorgänge verfolgen. Inzwischen können die zuerst abgeschiedenen Mikromere bereits zu weiterer Theilung übergegangen sein, z. B. bei *Crepidula*. Indem die nachträglich abgeschiedenen sich alle nach dem animalen Pol verschieben, entsteht eine Kappe von kleinen Zellen über den grossen, die nach der Abgabe aller Mikromere einen nach den Arten wechselnden Umfang behalten. In welch verschiedener Reihenfolge die Stadien von 12, 16 etc. Zellen entstehen können, geht aus den Schematen hervor.

Charakteristisch ist dabei die Stellung der kleinen Trochoblasten („Turret cells" Conklin) in den Winkeln des ersten Quartetts von Mikromeren; sie geben gute Merkmale ab für die Orientirung. Zu betonen ist,

Fig. 150.



Furchungsstadien von *Crepidula*, *a* zu 12, *b* zu 25 Blastomeren. Die Pfeile geben die Theilungsvorrichtungen, bez. die Spindeln, an. *t* Trochoblasten. Die Makromere und die Mikromere des ersten Quartetts sind weiss gelassen, die des zweiten sind punctirt, die des dritten schattirt, die des vierten (*4d*) mit Puncten und Kernen.
(Nach Conklin.)

dass nach den neuesten Untersuchungen die früheren Angaben, wonach sich von den vier Makromeren oder dem Basalquartett mehr als drei Quartette von Mikromeren zur Bildung des Ektoderms ablösen, auf Irr-

Digitized by Google

thum beruhen. Die drei Quartette haben durchweg ihre bestimmte Beziehung zu den Organen der Larve.

Die Anlage der Keimblätter erfolgt in sehr früher Zeit. Die Makromere, zunächst das hintere, geben weitere Zellen ab, die nicht als Ektoderm nach dem animalen Pol, sondern als Entoderm in das Innere rücken. Darauf entspringt wieder vom hinteren Makromer (*D*) eine Zelle, die sich in zwei theilt, das Urmesoderm, das in das Blastocöl oder die primäre Leibeshöhle gedrängt wird. Eine Furchungshöhle konnte schon früher entstehen, oder sie bildet sich erst auf diesem Stadium durch Abheben der Mikromerenkappe von den Makromeren. Der erstere Fall erfordert nachher eine Einstülpung der Blastula, im letzteren hat man mehr von einer epibolischen Gastrula zu reden. Die Mikromerenschicht stellt das Ektoderm dar, die beiden Zellen in der Leibeshöhle das Mesoderm, die Makromere mit ihren letzten kleinen Abkömmlingen das Entoderm. Im Allgemeinen gelten diese Vorgänge mit geringen Modificationen für *Fissurella* (Boutan), *Neritina* (Blochmann), *Trochus* (Robert), *Crepidula* (Conklin), *Bythinia* (Sarasin, v. Erlanger), *Vermetus* (Salensky), *Fusus* (Bobretzky), *Firoloides* und *Pterotrachea* (Fol), *Ilyanassa* (Crampton).

Bei stärkerem Dottergehalt stellen sich namentlich in den Makromeren Abweichungen ein. Für *Nassa mutabilis* hat Bobretzky besonders auffallende Verhältnisse nachgewiesen. Schon während durch die erste Meridionalfurche die erste Theilung des Eies in zwei Blastomere erfolgt, sondert sich eine grosse, braune, dotterreiche, kernlose Kugel von ihnen ab, so dass die beiden Blastomere ihr zunächst gleichmässig aufsitzen. Bald verschmilzt aber die Kugel mit dem einen Blastomer. Doch tritt bei der zweiten Theilung der frühere Zustand wieder ein, so dass jetzt vier Blastomere auf der Kugel sitzen. Wieder aber verschmilzt jetzt die Kugel mit dem einen Blastomer, das nunmehr als ein besonders grosses Makromer erscheint. Als solches bleibt es bei den weiteren Theilungen erhalten und betheiligt sich auch weniger an der Abgabe von kleinen Zellen, so dass es vielmehr als eine Art Nahrungsdotter erscheint. Ich komme zum Schluss auf diese Verhältnisse zurück.

Ein ähnliches Ueberwiegen eines Makromers über die drei anderen zeigt auch das Ei der verwandten *Ilyanassa* (Crampton), *Purpura* (Selenka), *Urosalpinx* (Brooks, Conklin). Von besonderem Interesse ist der von Crampton für *Ilyanassa* geführte Nachweis, dass der Dotterlappen eine bestimmte morphologische Bedeutung hat. Bei Abtrennung des Lappens unterbleibt die Bildung des Mesoderms. Der Embryo bekommt vier gleiche Blastomere. Heider benutzte diese Thatsache im Zusammenhange mit der typischen Furchung, bei der bestimmte Zellen weiterhin bestimmte Organe bilden, um für das Gastropodenei den Mosaiktypus herzuleiten. Bei *Ilyanassa* hat Crampton auch entsprechende Versuche gemacht, um auf weitergehendem experimentellen Wege die Schicksale der einzelnen Blastomere aufzuklären. Isolirte Blastomere

Digitized by Google

furchten sich, als wenn sie im Verbande des Ganzen lägen. Allerdings entsprechen diese Halb- und Viertelembryonen nicht völlig den gleichnamigen Theilen des normalen Embryos. Die Blastomere schliessen sich vielmehr innig aneinander, so dass keine deutliche Halbirungsebene zu erkennen ist. Das Ektoderm überwuchert schliesslich vollständig; auch kommt es zu Ansätzen einer Wimperringbildung. Dann aber sterben die Embryonen ab, ohne dass ein deutlicher Ersatz der fehlenden Theile einträte.

Hier sei noch die Bemerkung eingeschaltet, dass solche Dotterlappen erst auf hoher systematischer Stufe erreicht werden; wenigstens gehören die Formen, bei denen die Differenzirung beobachtet wurde, alle zu den Rhachiglossen.

Die Bildung der Keimblätter im Einzelnen.

Die Gastrulation. Dass nach dem Dottergehalt Verschiedenheiten vorkommen, wurde bereits angedeutet. Bei *Patella* entsteht nach Patten eine Blastula mit relativ weitem Blastocöl. Die Wand ist am vegetativen Pol durch die Makromere verdickt. Weitere Vermehrung dieser Makromere bedingt die Einstülpung, bez. Gastrulation. Sie erfolgt bei *Patella* zunächst aber so, dass zwar eine Invaginationsgastrula gebildet wird, dass aber die grossen Zellen zunächst einen soliden Pfropf bilden, in welchem erst später eine Urdarmhöhle auftritt, mit gleichzeitig später Abspaltung des Mesoderms. Ganz ähnlich bei *Trochus*.

Bei anderen Formen, wie *Bythinia*, wird zwar anfangs eine Furchungshöhle gebildet; sie schwindet indess bald wieder, infolge einer Abplattung der Blastula, während die Makromere sich zur Einstülpung anschicken und die Mikromere bei ihrem Vorschreiten nach dem vegetativen Pol über das bereits abgespaltene Mesoderm und einen Theil des Entoderms sich hinwegziehen. Aehnlich bei *Paludina*, bei der allerdings die Furchungshöhle von Anfang an sehr klein ist und das Mesoderm erst später auftritt. Die Heteropoden, *Carinaria* und *Firoloides*, schliessen sich an; die mehr oder weniger abgeplattete Blastula hat nur eine spaltförmige Furchungshöhle, die fast verschwinden kann, um nach erfolgter Invagination und Urdarmbildung wieder sich zu erweitern und deutlich hervorzutreten.

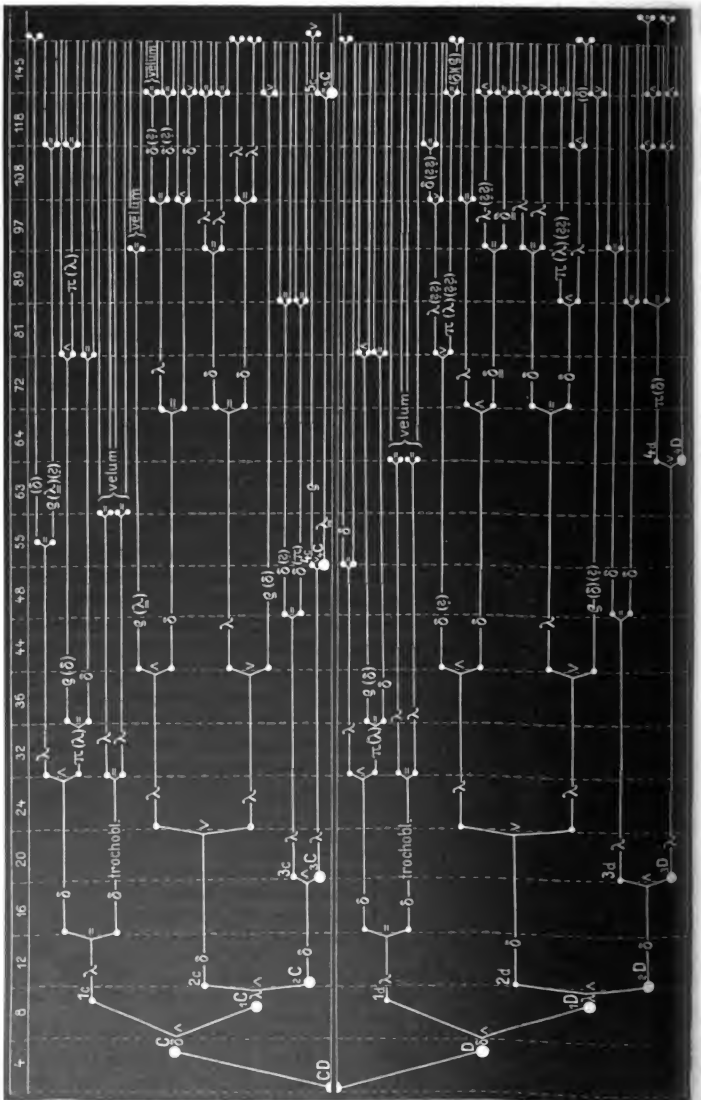
Zeichenerklärung für die Furchungsschemata auf den nächsten Seiten, speciell von *Trochus* (nach Robert).

Zeichen für die Theilung { = die Zellen werden gleich. \/ die obere wird grösser. /\ die untere wird grösser.

Die griechischen Buchstaben geben die Richtung der Theilung an: δ = dexiotrop. λ = laeotrop. π = parallel oder transversal. ϱ = radial oder meridional. π (λ) fast transversal, etwas laeotrop. ϱ (δ) = fast radial, etwas dexiotrop etc. Die unterstrichenen griechischen Buchstaben geben die inneren Theilungen an, die gegen das Gesetz der Alternanz verstossen.

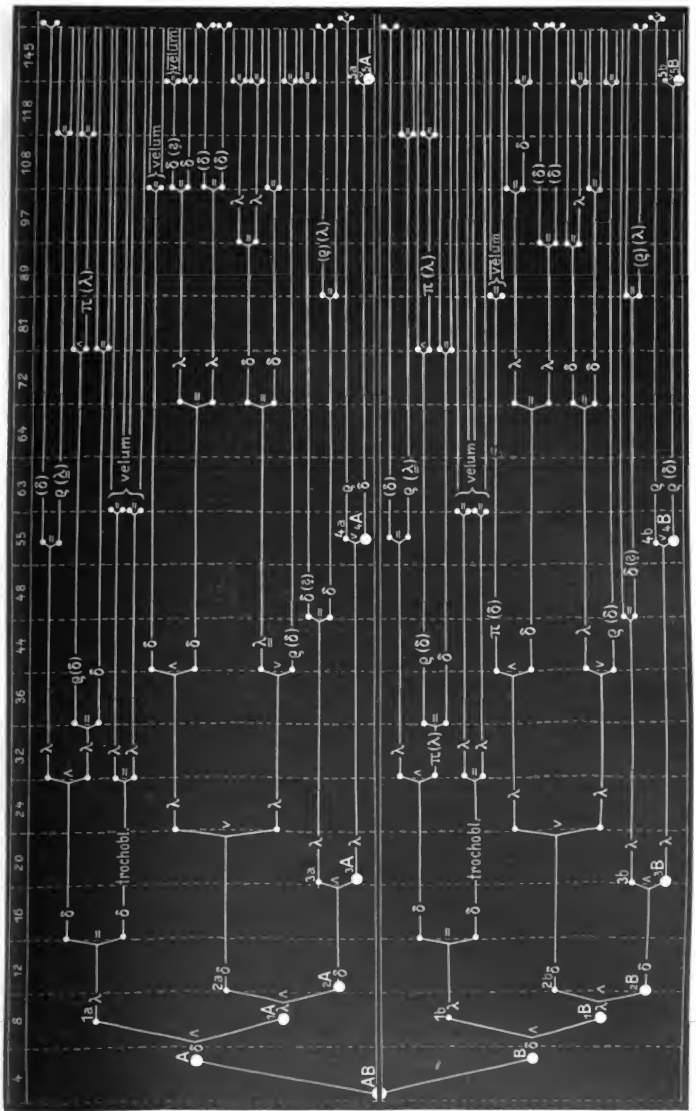
Ein Fragezeichen bedeutet, dass der Autor die Richtungsspindel bei der Theilung nicht beobachtete, ohne dass an dem angegebenen Verlauf zu zweifeln wäre. Unsicher wird's bei zwei Fragezeichen.

Digitized by Google



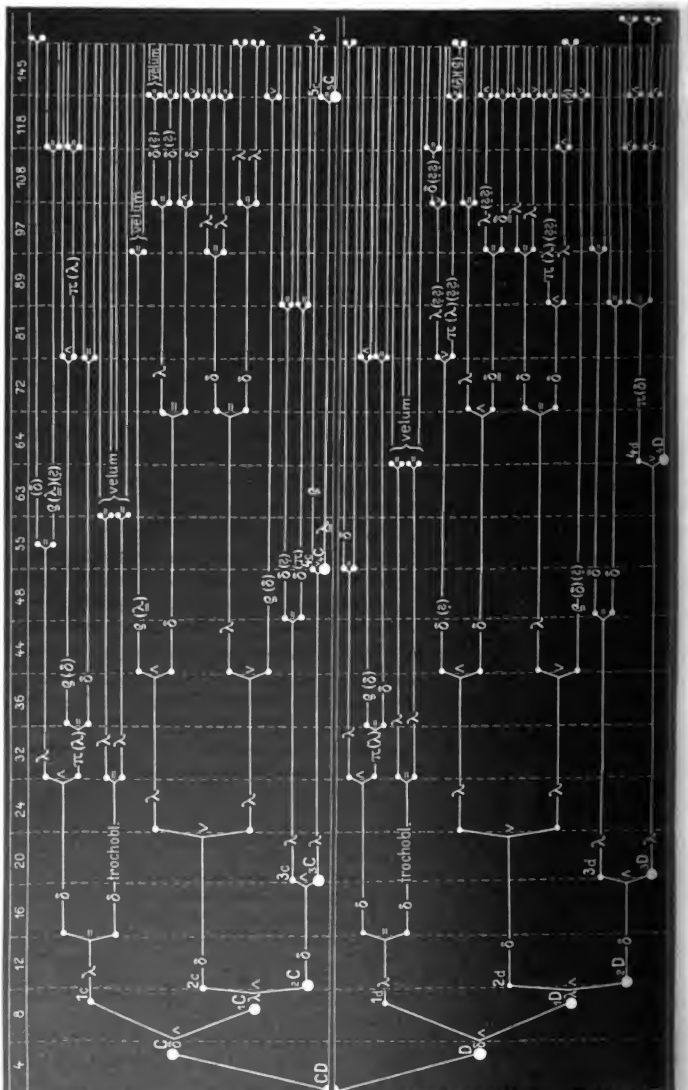
Furchung von *Trochus* (nach Robert). Quadrant *A* und *B*. Zeichenerklärung s. S. 663.

Digitized by Google



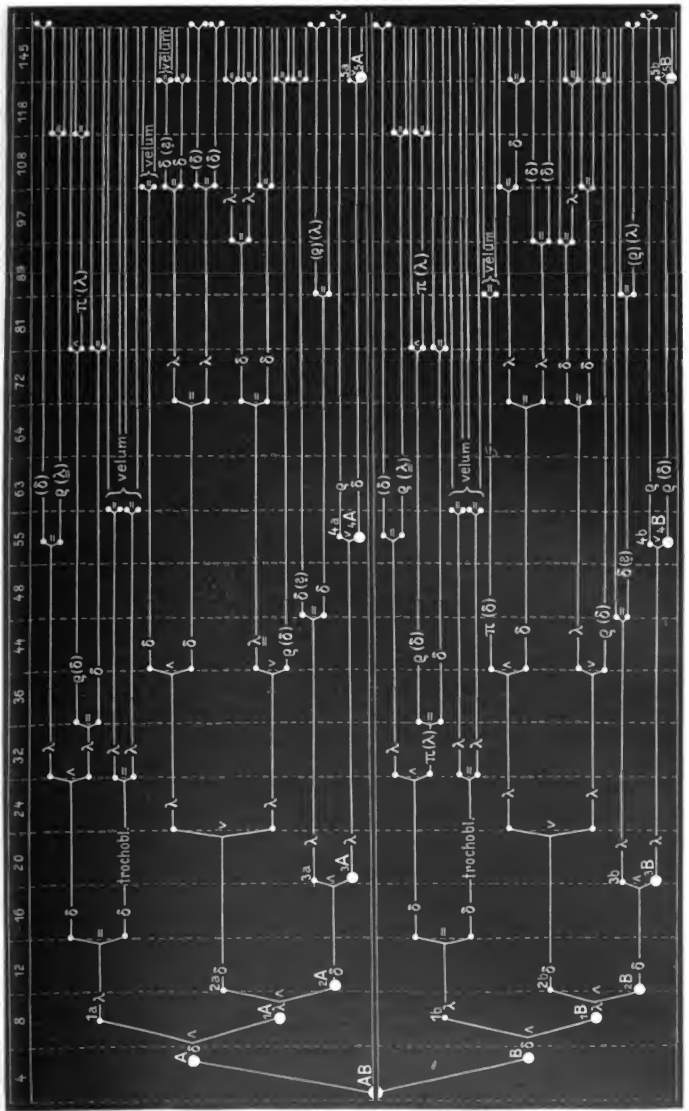
Furchung von *Trochus* (nach Robert). Fortsetzung. Quadrant *C* und *D*

Digitized by Google



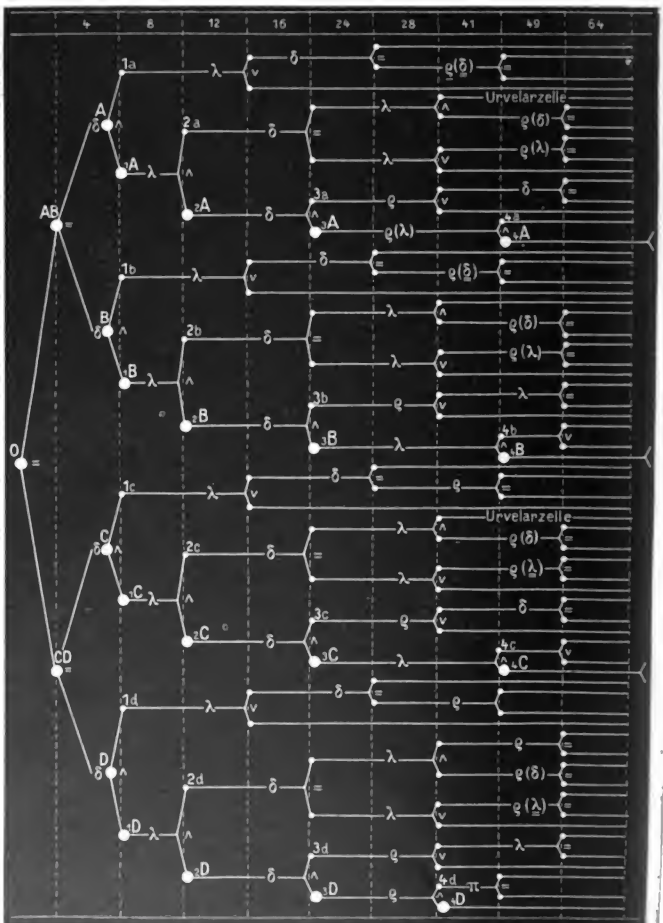
Furchung von *Trochus* (nach Robert). Quadrant *A* und *B*. Zeichenerklärung s. S. 663.

Digitized by Google



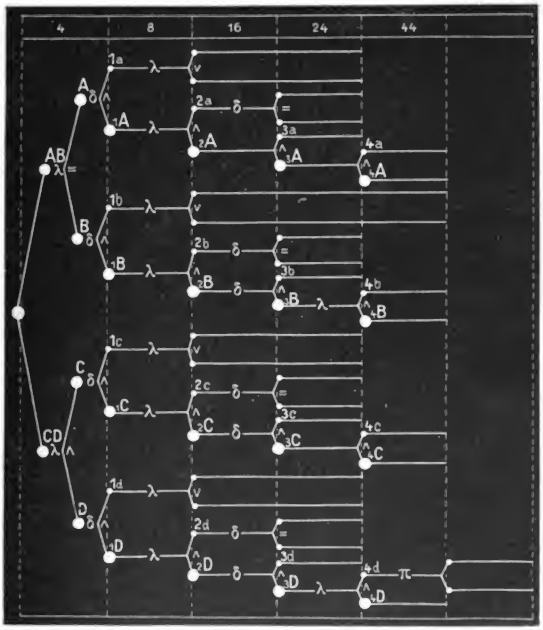
Furchung von *Trochus* (nach Robert). Fortsetzung. Quadrant *C* und *D*

Digitized by Google



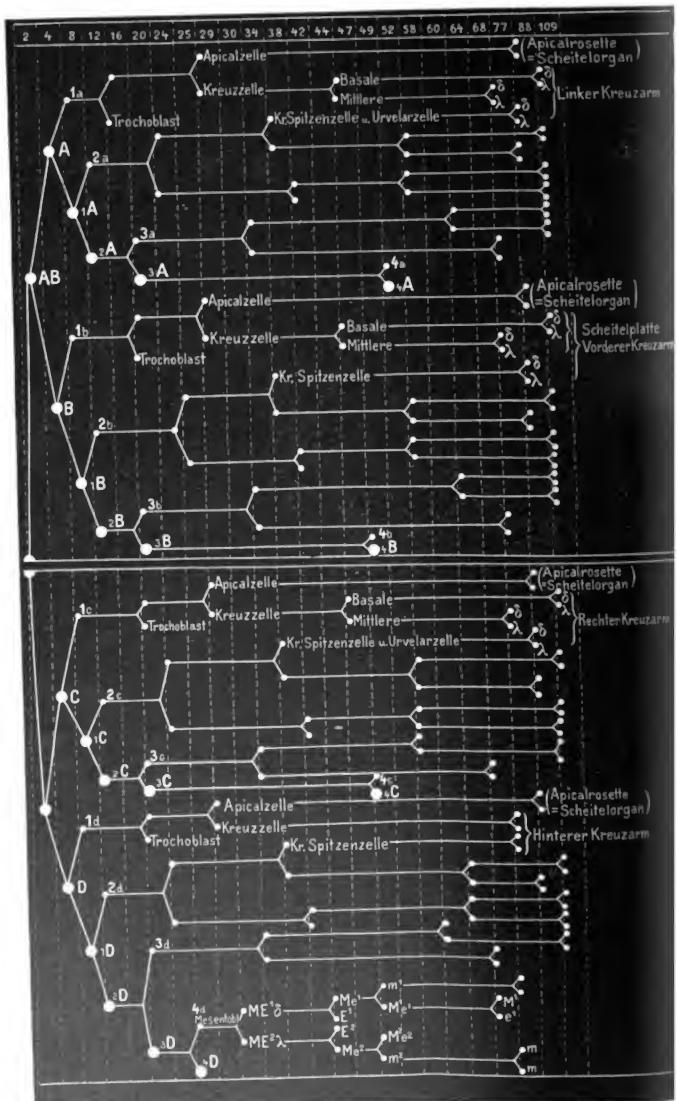
Furchung von *Neritina fluviatilis* (nach Blochmann, bez. den Deutungen von Conklin und Robert).

Digitized by Google



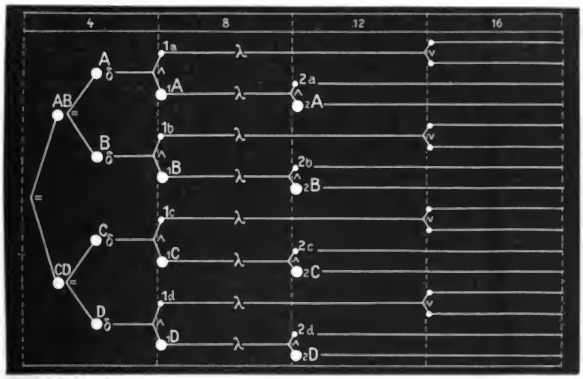
Furchung von *Ilyanassa obsoleta* nach Crampton.

Digitized by Google

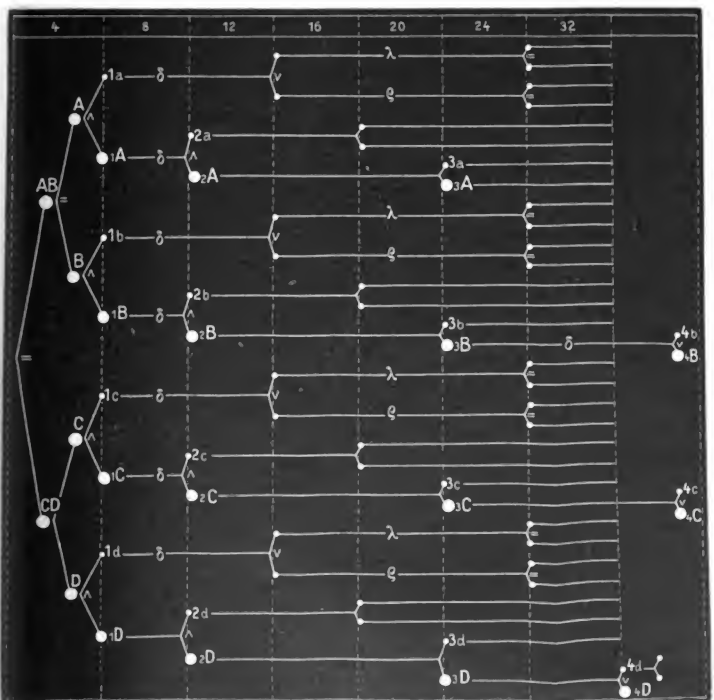


Furchung von *Crepidula* (nach Conklin).

Digitized by Google



Furchung von *Firoloides Demaresti* Les. nach Fol, bez. nach Robert.



Furchung von *Pterotrachea coronata* Forsk. nach Fol, bez. nach Robert.

Digitized by Google

Alle diese Verschiedenheiten erscheinen ziemlich belanglos. Das Wesentliche ist, dass bei der Loslösung der aufeinander folgenden Mikromerenquartette die Zellen des jüngsten Quartetts jedesmal, abwechselnd nach rechts und links, sich in die Furchen zwischen den Makromeren drängen und dabei die schon vorher gebildete Kappe der älteren Mikromere mit verschieben, wodurch dann eben diese Kappe von den Makromeren immer mehr befreit und abgehoben wird. Wie weit diese Bewegungen zu einem Zwischenraum zwischen der Kappe und dem Basalquartett der Makromere führen, das hängt wohl im Wesentlichen von der Grösse und Gestalt der letzteren ab.

Bei den höheren Formen mit ihrem Dotterreichthum geht die Gastrulation durch Einstülpung immer mehr in Epibolie über. Die Mikromere legen sich als Ektoderm über die grossen Makromere, von denen sich dann später, meist am vegetativen Pol, also am Blastoporus, die kleinen Zellen abspalten, die das Entoderm bilden. So bei *Crepidula* (Conklin) *Vermetus* (Salensky 1588), *Fusus* (Bobretzky 244). *Neritina* stellt wohl einen Uebergang dar, denn bei ihr erfolgt nach Blochmann die Ablösung der Entodermzellen schon früh vor der Umwachsung der Makromere durch das Ektoderm. Die kleinen Entodermzellen rücken nach dem Innern und bilden über dem Basalquartett der Makromere eine Art Kappe unter dem Ektoderm, so dass die Wände des Urdarms theils aus kleinen Entodermzellen, theils aus grossen Makromeren aufgebaut werden.

Formen mit dem grössten Dotterreichthum, der als besonderer Lappen abgegliedert wurde (s. o.), zeigen naturgemäss die stärkste Abweichung. Am besten ist *Nassa* studirt durch Bobretzky, neuerdings z. T. durch Hoffmann (s. u.). Die Mikromere bilden hier eine kappenförmige Schicht über den Makromeren. An ihrem Vorrücken gegen den vegetativen Pol betheiligen sich auch die drei kleineren, bereits von Ektoderm überzogenen Makromere, die sich dabei zugleich theilen. Diese Zellencomplexe, d. h. die Anlage des Mitteldarms, rücken immer weiter nach dem vegetativen Pol. Sie kleiden eine Höhle aus, die dem Lumen des späteren Mitteldarms entspricht. Sie stellen nur die plasmatischen Theile der Makromere dar, während die dotterreichen Reste einen Nahrungsdotter bilden, dem oben die Keimscheibe aufliegt (s. u.).

Eine gewisse Aehnlichkeit damit zeigt *Crepidula* insofern, als erst auf einem späteren Stadium (49 Zellen), nachdem das hintere, bez. linke Makromer das Mesentoderm abgespalten hat (24 Zellen, s. u.), die drei übrigen Makromere eine entsprechende Zelle abschnüren. Diese drei Zellen sollen durch ihre Drehung nach links gleichzeitig eine Drehung des Ektoderms um 45° im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers bewirken.

Das Mesoderm. Die Angaben über das Mesoderm sind sehr verschieden. Vielleicht ist gerade hier in der Beurtheilung besondere Vorsicht am Platze, um nicht auf Grund einseitiger Betonung eines verbreiteten und am meisten in die Augen springenden Modus die Wagschale bei der Abschätzung der Verwandtschaft nach ontogenetischen

Digitized by Google

Principien zu sehr nach einer Seite sinken zu lassen, nämlich nach der der Anneliden. Das Mesoderm führt in erster Linie den Embryo aus der kugeligen Blastula in die bilaterale Form über, daher seine Entstehung aus zwei compacten Mesodermstreifen, die auf zwei und schliesslich auf eine Urmesodermzelle zurückgehen, am stärksten sich der Beobachtung aufdrängt und die Aehnlichkeit mit den Anneliden auffällig macht. Und doch hat sich gerade bei diesen Kleinenberg am schärfsten gegen die Ueberschätzung der Keimblättertheorie gewehrt!

Die Angaben lassen sich wohl in drei Kategorien bringen.

a. Das hintere Makromer, das als Entomesodermzelle zu gelten hat, theilt sich in zwei Zellen. Die eine behält die Lage als Makromer bei, die andere verschiebt sich ein wenig nach vorn und bildet durch weitere Theilung die beiden Urmesodermzellen; sie liegen unmittelbar symmetrisch nebeneinander an der Hinterseite des Embryos und liefern weiterhin nach rechts und links die beiden Mesodermstreifen. So bei *Bythinia, Crepidula, Neritina.* Das wäre der Annelidentypus.

Dieser Typus erleidet hie und da eine Abänderung. Nachdem bei *Patella* die vier Makromere nach Patten bereits eine solide Einstülpung in die Blastula gebildet haben (s. o.), tritt rechts und links von dem Pfropf eine Zelle auf, die der Autor als Entomesodermzelle auffasst. Sie liefert je eine Zelle in die Blastulahöhle hinein, die Urmesodermzelle. Die Urmesodermzellen liegen neben dem Blastoporus am Hinterende und liefern jederseits einen sehr regelmässigen Mesodermstreifen (1579).

Bei *Crepidula*, wo die erste Mesentodermzelle von den hinteren Makromeren sich auf dem 24-Zellen-Stadium läotropisch abspaltet, sind nach Conklin die beiden Urmesodermzellen noch gemischten Charakters, es sind Mesentodermzellen (Mesentoblast). Erst durch weitere Zerlegung (vergleiche das Schema) zerlegen sie sich weiter, indem sich zunächst die beiden ersten Entodermzellen (Enteroblast) abspalten. Auch der Rest ist zunächst noch gemischt und spaltet sich erst durch weitere Theilungen in rein mesodermale und entodermale Elemente. Das Mesoderm theilt sich rein bilateral, während Ekto- und Entoderm erst später zu solcher Symmetrie übergehen. Das Mesoderm erhält weit weniger Dotter als die Entodermzellen.

Bei *Janthina* sollen nach Haddon die Makromere die Mesodermzellen abgliedern, bevor sie ganz von der Ektodermkappe umwachsen sind (1553).

Für die dotterreichen Eier der Rhachiglossen machen sich weitere Verschiebungen geltend. Die Bedeutung des Dotterlappens von *Ilyanassa* für das Mesoderm nach Crampton s. o. Bei *Nassa* spalten sich nach der Entodermeinstülpung, die dem Nahrungsdotter aufliegt (s. o.), einige Zellen in die Höhle hinein ab. Da sie aber vermuthlich den drei kleineren Makromeren entstammen, passt auch dieses Bild noch in das Schema. Kurz, in allen diesen Fällen entspringen die ersten Mesodermzellen durchweg von Makromeren, gleichgiltig, ob von einem oder mehreren, und liefern ein symmetrisches, zunächst solides Mesoderm.

Digitized by Google

b. Nach v. Erlanger's Darstellung, der sich Korschelt sehr skeptisch gegenüberstellt, würde das Mesoderm wie bei den Enterocöliern, speciell den Echinodermen, in Form von Cölomsäcken entstehen. Es soll vom Urdarm, nahe dem Blastoporus, eine zweizipflige Blase ausgehen, die dann herumwächst, vom Darm sich abschnürt und zu einer ringförmigen Blase wird, an der man wohl ein somatisches, dem Ektoderm zugewandtes, und ein splanchnisches, dem Entoderm anliegendes Blatt unterscheiden könnte. Diese Differenzirung verwischt sich indess sehr bald, indem der Cölomsack durch Ablösung einzelner Zellen so weit aufgelöst wird, dass nur zwei unbedeutende Bläschen, von unregelmässigen Mesodermzellen umgeben, an der Ventralseite des Urdarms zurückbleiben. Auf *Paludina* komme ich unten zurück.

c. Es fehlt nicht an Angaben, welche das Mesoderm vom Ektoderm ableiten wollen, und zwar nicht nur in ähnlicher Symmetrie, wie in den vorhergehenden Typen, sondern selbst diffus und an verschiedenen Stellen. Symmetrisch würde die Anlage sein bei den dotterreichen Eiern von *Vermetus*. Hier würde, nachdem die Makromeren von dem dünnen Ektoderm umwachsen sind, nach Salensky zu beiden Seiten des Blastoporus eine Verdickung des Ektoderms entstehen als Beginn des Mesoderms. Aehnlich nach Bobretzky bei *Fusus*, wo sie der Autor als Umschlag des Blastoderms auffasst. Bei *Vermetus* würde ausserdem nach Salensky noch eine mesodermale Bildung in der Nähe der Schalendrüse auftreten, als Abspaltung vom dorsalen Ektoderm. Bei *Bythinia*, für die v. Erlanger eine typische Mesodermanlage von den Makromeren aus nachgewiesen hat (s. o.), giebt P. Sarasin ektodermale Wucherungen, die in früherer oder späterer Zeit mesodermalen Elementen die Entstehung geben, von verschiedenen Körperstellen an. Und auch bei *Paludina*, wo, wie erwähnt, v. Erlanger den vom Entoderm ausgehenden Cölomsack besonders beschreibt, lässt er doch besonders grosse Ektodermzellen vom hinteren Rande des Velums, die sogen. „Nuchalzellen", ins Innere treten und sich im Bindegewebe verbreiten.

Es scheint also, als wenn das Mesoderm zwar zu seinem grösseren Theile entodermaler Natur ist und in typischer Weise aus den Macromeren hervorgeht, als wenn aber ausserdem noch von recht verschiedenen Ektodermstellen aus, je nach Bedarf, mesodermale Elemente entnommen werden können. Und da naturgemäss gerade solche vereinzelte, oft spätere Abspaltungen sich der Beobachtung leichter entziehen als die typischen, so wird man auf die vorhandenen Angaben wohl besonderes Gewicht zu legen und dem Mesoderm einen einheitlichen entodermalen Ursprung abzusprechen haben. (Weiteres s. u. unter „Pallialorgane".)

Die Entwickelung der Larvenform.

Hier sind sehr verschiedene Stufen zu unterscheiden zwischen der mehr oder weniger directen Entwickelung und der Herausbildung einer frei schwimmenden, hemi- oder eupelagischen Larve, die zwischen der ein-

Digitized by Google

fachen Trochophora und einem Veliger mit extrem verlängerten Segelzipfeln hin und her schwanken kann. Wir sind hier über den Einfluss äusserer physikalischer Bedingungen, besonders der Wärme (s. u.), beinahe besser unterrichtet, als über die Abhängigkeit des Werdeganges von inneren Factoren, als welche wohl vermuthlich der Reichthum an Nahrungsdotter und die Entwickelung ausserhalb oder innerhalb des mütterlichen Körpers in Frage kommen. Hier können zunächst nur die Formen berücksichtigt werden, von denen einigermassen continuirliche Beobachtungen vorliegen.

Formen mit typischer Trochophora. *Patella* und *Trochus*.

Bei *Patella* wird die Schale bereits während der Furchung abgeworfen. Schon die Blastula erhält ein Wimperkleid. Der Embryo wird sehr früh zur Larve. Die Hauptaxe geht durch den Blastoporus und den gegenüberliegenden animalen Pol, wo nachher die Scheitelplatte sich bildet. Die Anlage des Mesoderms führt die Form in die bilaterale über (s. o.). Der Blastoporus rückt dann bald vom unteren Pol nach vorn; er ist anfangs ∩-förmig, nachher wird er spaltförmig, wobei sich der Spalt von hinten nach vorn verengert. Zwei Zellen an seinem Hinterende sind besonders gross, sie bedecken sich mit Wimpern und haben wohl als Analzellen*) (s. u.) zu gelten. Vorher bereits hat sich der Wimperring, das Velum, differenzirt. Der Blastoporus bleibt nur an seinem Vorderende erhalten und rückt in die Tiefe, indem sich hier das Ektoderm weiter zum Stomatodäum einstülpt. Das aus den Makromeren gebildete Entoderm, anfangs ein solider Pfropf (s. o.), erhält einen Spalt und wird unter Vermehrung der Zellen zum Mitteldarm. Vom Hinterende gehen die beiden, sehr regelmässigen Mesodermstreifen aus. Am Rücken zeigt sich früh die Schalendrüse, aus hohen Ektodermzellen, über denen nachher das Schalenhäutchen, der Anfang des Periostracums, ausgeschieden wird. Der Fuss erscheint nach Patten bereits sehr früh in Gestalt zweier Höcker an der Ventralseite zur Seite des Blastoporus, wenn dieser noch die runde Oeffnung darstellt. Wenn er nach vorn rückt, vereinigen sich die Höcker zu einer einheitlichen Fussanlage, die aber ihre bilaterale Entstehung noch durch eine mittlere Einkerbung verräth. Das Organ entfernt sich bald als zungenartiger Höcker mit seiner Spitze vom Körper, zudem erhält es auf seiner Rückenfläche ein zartes Operculum.

*) Es mag hier erwähnt werden, dass die Analzellen, die dem Scheitelorgan gegenüberstehen und daher den Gedanken an irgendwelche nervöse oder sensitive Bedeutung nahe legen, bei den Vorderkiemern bisher keinen Aufschluss über ihre weiteren Schicksale gegeben haben. Wohl aber bin ich der Meinung, dass bei den Stylommatophoren ein ihnen entsprechendes Sinneswerkzeug aufgefunden worden ist, nämlich jene Sinnesknospen, welche Täuber am Hinterrande des Mantels bei Limaciden und Arioniden fand, also an der Stelle, an der vor der Aufwindung der After lag; bei den Janelliden haben sie sich nach Plate zu einem Sinnesbläschen abgeschlossen und vom Ektoderm getrennt.

Digitized by Google

Der präorale Abschnitt, anfangs gross und glockenförmig, wird von dem übrigen Körper durch den Wimperkranz getrennt. Dieses Velum besteht aus mehreren cilienbesetzten Zellreihen, die mittlere Reihe trägt die stärksten Wimpern. Am Scheitelpole tritt ein Schopf besonders langer Wimpern auf, und daneben rechts und links eine wimpernde Erhebung, nur von je einer Zelle gebildet. Dabei flacht sich dieser ganze Stirnabschnitt, das Velarfeld, ab, die Scheitelplatte, aus langen Ektodermzellen aufgebaut, verbreitert sich. Der Gegenpol trägt ebenfalls einen Wimperschopf auf den erwähnten Analzellen.

Die eingesenkte Schalendrüse hat sich inzwischen ausgeglichen (vergl. u.), der Rücken ist convex geworden. Die zunächst nautiloide Schale liegt dem Mantel auf, so dass der Mantelrand etwas verdickt erscheint. Der Mitteldarm erweitert sich; hinten hat er einen zipfelförmigen Anhang, einen Blindsack, der sich später mit dem Ektoderm zur Bildung des Afters vereinigt. Der Enddarm würde damit kein Proktodäum darstellen, sondern vom Mitteldarm ausgehen. Das Stomatodäum stülpt die Radulatasche aus, wie bei Scaphopoden und Amphineuren.

Jederseits vom Mund macht sich früh eine Einstülpung bemerkbar, die sich bald zur Otocystenblase abschnürt; sie liegen an der Basis des Fusses, in dem sich inzwischen reichlich Mesodermelemente anhäufen. Das Mesoderm hat seine Regelmässigkeit verloren, denn einzelne Zellen lösen sich ab, hüllen die gebildeten Organe ein, am Ektoderm so gut wie am Entoderm, kurz, sie bilden die Muskeln. Dabei erscheint es von Interesse, dass sich eine Anzahl von Mesodermzellen an einem Puncte des Mantels unter der Schale ansetzen, in die Länge ziehen und einen anfangs einheitlichen Retractor oder Spindelmuskel bilden, Beweis genug für die abweichende Stellung der Docoglossen mit ihrer definitiven Hufeisenform des Schalenmuskels.

Für *Trochus* weise ich hier nach Robert's Darstellung bloss darauf hin, dass zwar eine hohe Aehnlichkeit mit *Patella* besteht, dem systematischen Zusammenhang der Scutibranchien entsprechend, dass aber doch auch wesentliche Unterschiede da sind. Gemeinsam ist die Art der Mitteldarmbildung, indem auch hier die eingestülpten Makromere anfangs einen soliden Pfropf bilden, in welchem erst nachträglich durch Spaltbildung ein Lumen auftritt, gemeinsam die nautiloide Schalenanlage mit einfachem Retractor, die paarige Fussanlage, das Operculum, die Trochophora. Abweichend dagegen ist der Aufbau des Velums aus einer einzigen Reihe grosser Ektodermzellen, ferner das Fehlen der Scheitelplatte, des apicalen und analen Wimperschopfs.

Da die letzteren Dinge eine besondere Aehnlichkeit mit der Annelidentrochophora bedingen und somit leicht zu phylogenetischen Schlüssen verleiten, so möchte ich gerade auf das Vorkommen beim Docoglossum und das Fehlen beim Rhipidoglossum Werth legen, zumal die meisten Speculationen gerade *Trochus* in die directe Linie des Stammbaumes rücken wollen. Die Wimperschöpfe erscheinen ebenso als cänogenetische.

Digitized by Google

adaptive Larvenerwerbungen wie das Velum. Für den Charakter des letzteren spricht nicht nur die verschiedene Zusammensetzung bei *Patella* und *Trochus*, sondern auch die Herleitung von ganz verschiedenen Blastomeren bei letzteren, wie das obige Schema (S. 664 u. 665) ergiebt. Ausser den typischen, einer bestimmten Furchungsstufe entsprechenden Trochoblasten betheiligen sich nachträglich noch mehrere Gruppen von Zellen, je nachdem der äussere Bewegungsreiz es erfordert. Wir haben offenbar nachträgliche Anpassungen an die schwimmende Lebensweise vor uns. Fraglich muss es vor der Hand bleiben, inwieweit solche Anpassung mit der Mikropyle zusammenhängt. Immerhin dürfte der freiere Zutritt des Seewassers zum Dotter, gegenüber geschlossenen Eikapseln, als wesentlichster Reiz zunächst in Frage kommen.

Als eine nothwendige Ergänzung zum Velum erscheint ein diesem paralleles postorales Wimperband. Die Cilien fallen weniger in die Augen, da sie kürzer bleiben; denn sie haben nicht den ganzen Larvenkörper, sondern nur kleinere Fremdkörperchen zu bewegen und als Nahrungspartikel dem Munde zuzuführen. Das Band, das dicht hinter dem Munde herläuft, ist für verschiedene Larven nachgewiesen.

Die Furchung von *Trochus* nach Robert.

Nach dieser allgemeinen Uebersicht gehe ich auf die exacteste Arbeit etwas näher ein, an ihrer Hand zugleich einige weitere Fragen erörternd. Freilich, bis auf das Schicksal jedes einzelnen Blastomers, so weit es bekannt, mich einzulassen (über die Schemata hinaus), hat wohl kaum Berechtigung.

Bei *Trochus* liegt die erste Furchungsebene, auf den künftigen Embryo bezogen, von rechts vorn nach links hinten; eine Drehung findet während der ersten beiden Theilungen, die das Ei in vier Blastomere zerlegen, nicht statt. Die vordere und hintere Zelle berühren sich in der „Polarfurche", die beiden seitlichen sind voneinander getrennt und liegen in einem etwas höheren Niveau, infolge einer geringen Läotropie bei der zweiten Theilung. Der oberen Polarfurche, die also quer herübergeht, entspricht eine untere, parallele; ähnlich bei *Neritina, Paludina, Ilyanassa*; die beiden Furchen sind gleich bei *Crepidula convexa*, die obere ist kürzer bei *Cr. fornicata,* fast null bei *Cr. plana.* Die beiden Furchen kreuzen sich nach Bobretzky bei *Fusus* und *Nassa,* so dass die untere in die Sagittalebene fällt.

Das erste Quartett von Mikromeren wird dexiotropisch gebildet, was man, wie überall, an der Richtung der Furchungsspindeln erkennt. Während der Abspaltung nähern sich die seitlichen Zellen wieder bis zur Berührung. Das erste Quartett, das an Grösse den Makromeren weniger nachsteht, als bei *Crepidula* z. B., hat eine typische Polarfurche. Das zweite Quartett, läotropisch unter rechten Winkeln zum vorigen, bildet sich meist, während schon das erste, ebenfalls läotropisch, wieder in

Digitized by Google

Theilung übergeht. Das giebt das Stadium von 16 Zellen. Auch das zweite Quartett hat noch seine Polarfurche, indem zwei gegenüberliegende Zellen sich berühren, die beiden anderen voneinander getrennt sind.

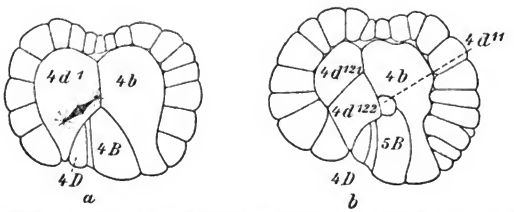
Beim dritten Quartett wird die Sache anders. Es schnüren sich wieder von den Makromeren vier obere Zellen ab, und zwar, wie zu erwarten, dexiotropisch. Sie bringen dabei die vorhergehenden Quartette, also die Kappe, zu entsprechender Rotation. Jetzt aber erfolgt gleichzeitig die Anlage der Bilateralität, indem das hintere Makromer sich nach innen verlängert, wobei es sich ein wenig aus der Aussenfläche des Embryos nach innen hineindrückt und einen Zipfel in eine eben durch diesen Vorgang erzeugte kleine Furchungshöhle hineinschiebt, die Anlage des Mesoderms. Dadurch wird der Zusammenhang der beiden sich berührenden Zellen des zweiten Quartetts aufgehoben, sie werden auseinander gedrängt, und ihre Polarfurche wird gesprengt. Die Bildung kann vor sich gehen bei ganz verschiedenem Fortschritt in der Theilung der ersten Quartette. Unter Umständen erfolgt sie indess dem Schema gemäss, so dass mit der Abschnürung des dritten Quartetts das Stadium von 20 Zellen erreicht ist. Mit der unregelmässigen Zeitfolge in den Theilungen aber hängt es zusammen, dass bei *Neritina* derselbe Zustand erst nach dem Stadium von 24 Zellen eintritt. Bis zu diesem Stadium etwa gelang es Robert, den ganzen Furchungsprocess durch Seifenblasen künstlich zu imitiren, also auf mechanische Grundlagen zurückzuführen. Mit der Anlage des Mesoderms wird das unmöglich; die Vererbung bedingt jetzt mit der Bilateralität höhere Complication. Das Stadium von 24 Zellen wird bei *Trochus* erreicht durch dexiotropische Theilung des zweiten Quartetts von Mikromeren. Bemerkenswerth dürfte sein, dass die Bilateralität unter Umständen doch wohl schon viel früher angedeutet ist. Bei *Neritina* nämlich lassen sich die beiden Zellgruppen, die nachher an der Segelbildung theilnehmen und daher von Blochmann als Urvelarzellen bezeichnet werden, an ihren Granulationen (Excreten?) weit zurückverfolgen, wohl schon bis ins ungefurchte Ei (1523).

Auf das Stadium von 24 Zellen folgt bei *Trochus* gleich das von 32 durch die Mitose der Blastomere des ersten Quartetts. Wenn hier die vorige Theilung läotropisch war, ist die nächste dexiotropisch. Die Apicalzellen bleiben dabei kleiner als die peripherischen, die Basalzellen des Kreuzes, schlechtweg die Kreuzzellen (Conklin). Die primären Trochoblasten sind dabei durchweg klein und theilen sich langsam. Das Stadium von 36 Zellen erreicht *Trochus* durch die Theilung der Kreuzzelle in Basal- und Mittelzelle der Kreuzarme. Das Stadium von 44 Zellen wird erreicht durch läotropische Theilung des zweiten Quartetts, während gleichzeitig im dritten die Spindeln auftreten. Aus dem zweiten resultiren, wie bei *Crepidula*, die Spitzenzellen des Kreuzes. Eine Theilung im dritten Quartett ergiebt 48 Blastomere. Im Stadium von 55 (s. das Schema) ist die im vorigen begonnene Drehung der Polarfurche vollendet, so dass sie jetzt schräg von vorn links nach hinten rechts zieht; sie steht beinahe

Digitized by Google

so wie beim Stadium von 16 Zellen. Zu bemerken ist, dass ältere Angaben, wie u. a. die von Blochmann, hier Unklarheit lassen und von neueren verschieden interpretirt werden. Bei *Trochus* führt jetzt die Theilung der Trochoblasten zu 63. 64 Blastomere kommen zu Stande durch die Abschnürung der Urmesodermzelle vom hinteren Makromer. Sie ist weit grösser als der bleibende Rest, der jetzt im vierten Quartett die kleinste Zelle darstellt, gerade umgekehrt wie bei *Neritina*. Dabei rückt sie ins Innere. Weiter theilen sich die grössten Zellen des zweiten Quartetts: 72 Zellen. Eine Unregelmässigkeit tritt dann auf in einer der hinteren Zellen des zweiten Quartetts, welche sich erst vergrössert und dann theilt. Dadurch wird der hintere Arm des Kreuzes von den drei anderen verschieden: 81 Blastomere. Theilung im dritten Quartett führt zu 89. Dabei hat sich der animale Pol bei *Trochus* merkwürdiger Weise etwas eingestülpt.

Fig. 151.



Sagittalschnitte durch die *Trochus*-Larve auf dem Stadium von 108 (*a*) und 145 (*b*) Blastomeren. Nach Robert.

Wie ich schon bei den letzten Stadien nicht alle Furchungen einzeln citirt habe, so würde es wohl erst recht zu weit führen, Robert weiter zu folgen bis zum Stadium von 145 Blastomeren, so gut als die allgemeinen Parallelen, die er nicht nur durch die Reihe der Gastropoden, sondern auch durch die Muscheln und Anneliden verfolgt, hier zunächst ohne Bedeutung sind.

Geschichte des ersten Quartetts bei *Crepidula* nach Conklin (XLVII).

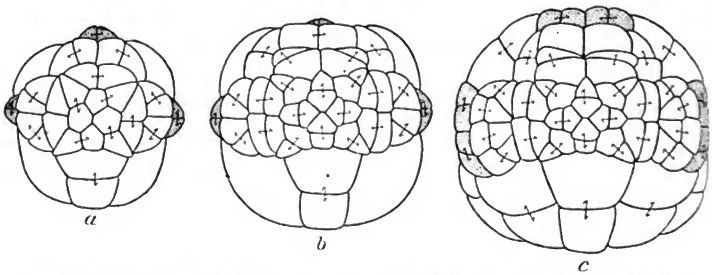
Ich schalte hier nachfolgender Vergleiche wegen einen Theil von Conklin's Ergebnissen ein.

Der Embryo hat eine Kopfblase, die an *Umbrella* oder die Stylommatophoren erinnert. Sie ist vor dem Ausschlüpfen am grössten, nachher verkleinert sie sich auf Kosten des Velums. Indem das Apicalorgan nach vorn rückt, bleibt eine Nackenblase, aus den grossen hinteren Zellen bestehend. Anfangs ist sie einschichtig; nachher zeigen sich spärliche Elemente eines embryonalen Mesoderms darunter.

Digitized by Google

Das Apicalorgan bildet sich so um, dass die 4 apicalen Zellen sich etwas vermehren nach innen. Man sieht Wimpern, aber zu einem Wimperschopf kommt es so wenig als bei *Paludina*. Es gehen von hier zwei Zellstränge zu den Cerebralganglien. Sie sollen die Cerebralcommissur bilden; doch sind ihre Zellen von den Ganglienanlagen zunächst kaum abgesetzt.

Fig. 152.



Das erste Quartett von *Crepidula*, mit den (punctirten) Kreuzspitzenzellen aus dem zweiten, um die weitere Geschichte des Kreuzes und der Trochoblasten zu zeigen. Nach Conklin.[1]

Die Cerebralganglien entstehen durch Zellvermehrung im Ektoderm. Sie werden an den betreffenden Stellen klein und rücken nach innen unter das Niveau des Ektoderms. Es bildet sich eine schwache Einsenkung, ohne dass man von einer eigentlichen Einstülpung reden könnte. Das Material entstammt wahrscheinlich den zwei vorderen Rosettenreihen und vielleicht den Seitenzellen des vorderen Armes. Aussen davon zeigen sich die Augen als zwei Blasen.

Die Cerebropedalconnective bilden Stränge, die nach und von den Cerebralganglien zum Epithel an den Seiten des Oesophagus gehen. Hier sieht man ausserdem noch vor den Pedalganglien, die aus diesem Epithel entstehen, je einen Zellstrang zum Oesophagus herüberziehen (es sind wohl die Buccalcommissuren).

Eine besondere Apicalplatte besteht aus 7 Zellen des vorderen Armes, zwischen dem Scheitelorgan und dem vorderen Theile des Velums. Sie bleiben lange ungetheilt. Ihr Schicksal ist unbekannt.

Das Velum erscheint ziemlich spät, erst nachdem der Embryo bereits aus mehreren hundert Blastomeren sich aufbaut. Die erste Reihe, der Prototroch, entstammt den Primärtrochoblasten und einigen Zellen des zweiten Quartetts. Dann kommen andere Zellen dazu, besonders von den Querarmen. Das Velum besteht jetzt aus mehreren Zellreihen.

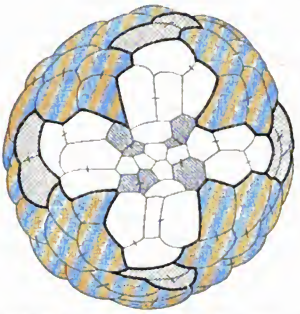
Digitized by Google

Geschichte des ersten Quartetts nach Robert.

a. Das Kreuz.

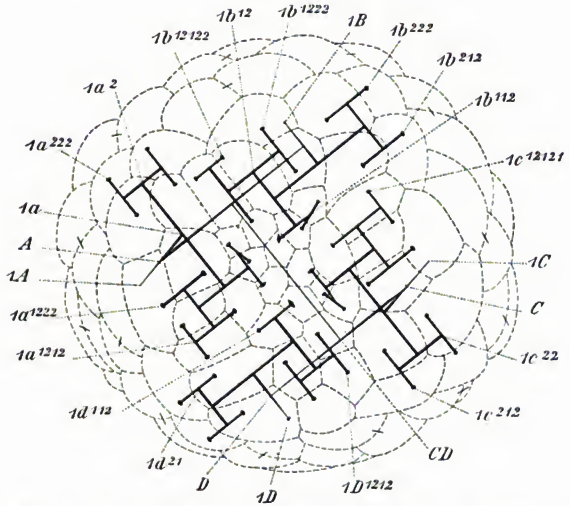
Seit Blochmann bei *Neritina* eine kreuzförmige Anordnung der Zellen um den animalen Pol nachwies, hat man bei Anneliden und Mollusken vielfach das Gleiche gefunden. Hier kommen wieder besonders *Trochus* und *Crepidula* in Betracht. Das Kreuz scheint der erste scharfe Ausdruck der Bilateralität zu sein. Es würde als vierstrahlig radiär genommen werden können, wenn es nicht einen abweichenden hinteren Arm

Fig. 153.



Trochus-Embryo von 108 Blastomeren, vom apicalen Pole aus gesehen. Das Kreuz ist weiss gehalten, ausser den schräg schattirten Spitzenzellen und den feiner schattirten Zellen, welche dem Kreuz der Annelidan entsprechen. Nach Robert.

Fig. 154.



Trochus-Embryo von 118 Blastomeren. Sämmtliche Theilungen des ersten Quartetts sind eingetragen und auf die Aequatorialebene projicirt. Die Linien repräsentiren die Axen der successive sich folgenden Spindeln. Das Schema ist zugleich geeignet, die moderne Nomenclatur der Blastomeren zu erleichtern. Nach Robert.

Digitized by Google

hätte. Es wird aufgebaut aus den Abkömmlingen des ersten Quartetts nach Abspaltung der Trochoblasten, und nur die Spitzen der Arme gehören zum zweiten Quartett. Die bleibenden Zellen des ersten theilen sich in je zwei, wovon die inneren das Scheitelorgan bilden, und zwar bei weiterer Theilung eine apicale und eine periphere Rosette aus je vier Zellen. Die äusseren spalten sich in Basal- und Mittelzelle (s. d. Schema). Die Bilder fallen für *Crepidula* etwas anders aus als für *Trochus*, wegen geringer Abweichung in der Anordnung der Zellen. Doch scheint auch bei letzterem, wo die Figur zunächst weniger deutlich hervortritt, die Grundlage die gleiche. Wie weit die Theilung des ersten Quartetts bei *Trochus* verfolgt wurde, zeigt die Figur.

Wesentlich scheint es, dass bereits die einfache Kreuzanlage die künftige Torsion der Schnecke zur Anschauung bringt; man sieht ohne Weiteres, dass *Trochus* eine rechtsgewundene Schnecke ist. Das Schema scheint für alle Vorderkiemer zu gelten.

b. Die Organe, die daraus hervorgehen.

Die Structuren, die sich zunächst neben einer indifferenten Fläche hervorheben, sind das Apicalorgan und das Velum.

Das Apicalorgan.

Wenn man das Organ des animalen Poles mit seinem Wimperschopf gewöhnlich als Sinnesorgan nimmt, so weist Robert darauf hin, dass bei *Trochus* kein eigentlicher Wimperschopf vorhanden ist, dass vielmehr hier, wie bei einigen Würmern, eine Einstülpung auftritt, die wieder verschwindet. Zwei Faserzüge, die vom Pol ins Innere gehen, sollen ebensogut als Nerven- wie als Muskelfasern gedeutet werden können. Für die Einstülpung kann man wohl auf das frontale Sinneswerkzeug der erwachsenen Aplacophoren aufmerksam machen, das in ähnlicher Weise retractil ist.

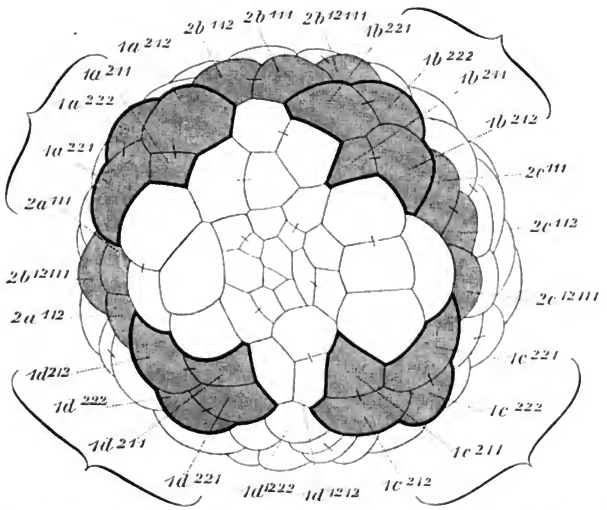
Das Centralnervensystem entsteht mit Bestimmtheit aus dem ersten Quartett, wobei die von Anfang geringere Dicke der Scheitelstelle zu der daraus hervorgehenden Cerebralcommissur passt. Conklin's Angaben, wonach bei *Crepidula* die Bildung der Ganglien von den vorderen Zellen der Rosette und von den Seitentheilen des vorderen Kreuzarmes, die Commissur aber durch Verwachsung der beiden erwähnten Stränge hervorgehen sollte (s. o.), werden wieder in Zweifel gezogen. Aus dem ersten Quartett entstehen ferner die Tentakel, als zwei Höcker in den seitlichen vorderen Theilen des Segelfeldes oder der Kopfblase, ganz nahe an der Peripherie. An ihrer Aussenseite machen sich die Augen als zwei schwarze Puncte bemerklich.

Digitized by Google

Das Velum.

Das Velum ist ein durchweg seiner Anlage und Ausbildung nach bilaterales Gebilde. Ja, wenn man die neuesten Angaben, die von Robert, verallgemeinern darf, dann kommt überhaupt keine zusammenhängende Wimperschnur, kein Prototroch im vollen Sinne, zu Stande, sondern es bleibt hinten eine Lücke. Blochmann's Annahme, dass bei *Neritina* das ganze Segel von den beiden Urvelarzellen aus seine Entstehung nimmt, scheint sich nicht zu bestätigen. Streng radiär ist

Fig. 155.



Bildung des Velums von *Trochus*. Die Elemente, die es aufbauen, sind schattirt, die Primärtrochoblasten schärfer umrandet. Frei nach Robert.

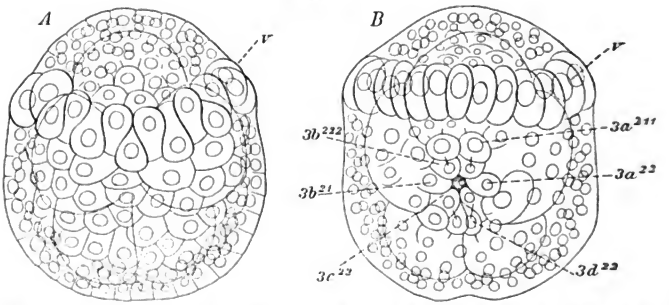
die Anlage des Velums, soweit sie aus den vier Zellen des ersten Quartetts, aus den Primärtrochoblasten hervorgeht. Sie theilen sich wieder in je vier Zellen, die gruppenweise vereinigt bleiben. Zu diesen 16 typischen Blastomeren kommen aber noch 9 Zellen vom zweiten Quartett, die sich in Gruppen zu je drei als Secundärtrochoblasten vorn, rechts und links zwischen die primären Gruppen einschieben, hinten aber fehlen. Somit besteht das Velum von *Trochus* und *Crepidula* in Summa aus 25 Zellen.

Anfangs liegen die 25 Trochoblasten bei *Trochus* in einem doppelten Kranz, also überall zwei Zellen übereinander, die sich kaum von der Nachbarschaft unterscheiden. Die Zellen der einen Reihe alterniren mit

Digitized by Google

denen der anderen. Dadurch, dass sich die Zellen des benachbarten Ektoderms weiter theilen und entsprechend kleiner werden, treten die Velarzellen schärfer hervor und springen über die Oberfläche etwas heraus. Jetzt beginnen die beiden Reihen sich ineinander zu schieben, bis sie schliesslich eine einzige Reihe bilden. Dabei sind die Cilien stärker entwickelt. Sie werden zu kräftigen Geisseln, deren Wurzeln sich

Fig. 156.



Die Bildung des Velums von *Trochus*. In *A* schieben sich die anfangs auf zwei Reihen vertheilten Zellen des Protobrachus zwischen einander, in *B* haben sie sich zu einer Reihe umgeordnet. In *B* sieht man ausserdem den Blastoporus, dessen Grenzzellen nach ihrer Herkunft bezeichnet sind. Nach Robert.

in das Cytoplasma verfolgen lassen, mit Basilarkörperchen. Sie bedecken nicht die ganze Oberfläche der Zelle, sondern sind auf einen Streifen beschränkt. Dabei findet eine präcise Anpassung an äussere Reizwirkungen statt. Denn bei *Trochus magus*, dessen Embryo zur freien Larve wird, sind die Cilien weit grösser als bei *Tr. striatus*, der kein freies Larvenstadium durchmacht, daher auch nur gewöhnliche zarte Cilien behält. Die stärkere Geisselbewegung aber scheint zugleich stärkere Absonderung (vermuthlich stickstoffhaltiger Abfallsproducte) zu bedingen, denn die kräftigen Geisselzellen von *Tr. magus* enthalten Vacuolen, oft von bizarrer Form. Bei *Trochus* hat das Velum hiermit seinen Höhepunct erreicht. Ohne weitere Umformungen bilden sich die Zellen wieder zurück und verschwinden allmählich. Entweder werden sie resorbirt oder abgestossen. Letzteres ist wohl für diese Excretionsorgane das Wahrscheinliche, zumal sie mit ihren Vacuolen stark an Drüsenzellen erinnern.

Für *Crepidula* ist Conklin nicht zur vollen Klarheit gekommen betreffs aller Elemente. Robert sucht seine Angaben zu deuten. Danach würde die Anlage zunächst die gleiche sein, zurückgehend auf die vier Primärtrochoblasten. Vorn und seitlich würden die gleichen Elemente des zweiten Quartetts hinzukommen, vorn aber, wo die doppelte Zellreihe

Digitized by Google

am stärksten entwickelt ist, vielleicht noch mehr. Hinten bleibt auch hier der Kranz offen. Die Bilateralität steigert sich, indem jederseits das Band, das aus mehreren Reihen von Geisselzellen bestehen bleibt, eine Ausladung erhält nach vorn. Dieser Zweig steigt dann vorn in der Mittellinie gegen den Scheitel empor, ohne ihn zu erreichen; es ist die Ausbuchtung über dem Munde. Zweifellos sollen bei dieser Ausladung noch weitere Elemente hinzutreten.

Bedeutungsvoll scheint mir an Conklin's Darstellung, dass die Geisseln des Velums erst spät auftreten. Von der Zeit, wo der Blastoporus sich schliesst, bis zu ihrem Erscheinen schwimmt der Embryo in der Eikapsel mit Hilfe der kurzen Cilien an der apicalen (s. o.), der dorsalen und der pedalen Zellplatte (s. u.). Hier handelt es sich um Zellen, die wohl einen atavistischen Charakter tragen und sich kaum weiter am Aufbau des Thieres betheiligen werden, worauf ich zurückkomme. Wichtig ist es auch wohl für die Auffassung des Velums als einer bilateralen Anlage, dass die Geisseln zunächst in den vorderen Reihen auftreten und erst viel später auch hinten.

Das postorale Wimperband, das wiederholt beschrieben wurde, fasst Robert nicht eigentlich als solches, d. h. als eine Art Gegenstück zum Prototroch auf, sondern führt die Beobachtungen auf die verbreitete Wimperung der Mundgegend zurück (s. u.).

Zweites und drittes Quartett.

Soweit bei den Vorderkiemern die Furchung verfolgt wurde, herrscht im zweiten Quartett die grösste Uebereinstimmung, bei *Neritina*, *Crepidula* und *Trochus*, in zunehmender Schärfe der Beobachtungen. Robert hat in jedem Quadranten die Zellen dieses Quartetts bis zu 11 verfolgt, unter regelmässigem Alterniren der Spindeln in einem Winkel von 90°, also abwechselnd läo- und dexiotropisch. Nur in den Seitentheilen kommen schliesslich Abweichungen vor, in Anpassung an die Bilateralität; und dieselbe Ursache lässt die Furchungen im hinteren Quadranten am meisten differiren. *Crepidula* entfernt sich von *Trochus* im Wesentlichen nur in einer veränderten Richtung der Kreuzspitzenzellen.

Da das dritte Quartett im Ganzen sich später entwickelt, wurden auch die Theilungen weniger weit verfolgt, so bei *Trochus* bis zu je 4, im vorderen Quadranten bis zu 3. Sie erfolgen in vollkommen gesetzlicher Regelmässigkeit. Bei *Crepidula* giebt es einige Abweichungen. Es tritt mehr Neigung zur Bilateralität hervor, und die unteren Zellen theilen sich, entgegengesetzt *Trochus*, vor den oberen, vielleicht wegen ihres Dotterreichthums und daraus folgenden grossen Umfanges.

Alle Angaben, wonach das Ektoderm aus mehr als drei Quartetten von Mikromeren gebildet wird, scheinen der Begründung zu entbehren, weil sie auf ungenauen Beobachtungen aus früherer Zeit beruhen, so die von Bobretzky (244) für *Nassa* und *Fusus*, da Conklin für die ver-

Digitized by Google

wandten *Ilyanassa* und *Urosalpinx* die Regel nachgewiesen hat, von McMurrich für *Fulgur* (1574), wo ebenfalls Conklin die Correctur brachte, von Salensky für *Vermetus* (1589) und von v. Erlanger für *Bythinia* (1540).

Blastoporus und Stomodäum (XLVIII. L 3).

Die Gastrulation erfolgt bei *Trochus* mehr epibolisch als embolisch, doch lässt sich auch die Embolie in ihrer schwachen Betheiligung nachweisen. Anfangs hätte als Blastoporus etwa fast die ganze weitere Hälfte des Embryo zu gelten, d. h. die Grenze, wo die Makromere aus den ektodermalen Micromeren, welche sich in den Zwischenfurchen geordnet haben, herausschauen. Je mehr das Ectoderm sich ausdehnt, um so enger wird der Blastoporus. Dabei wird er bald unregelmässig, da das vierte Makromer mit seinen Abkömmlingen sich nach dem Innern hineinschiebt (s. o.) und dann ganz verschwindet. Dann erscheint er schliesslich wieder regelmässig sechseckig, indem er von 6 Abkömmlingen des dritten Quartetts umgeben wird.

Für die Verschiebung des Blastoporus nach vorn scheint vor allem die starke Vermehrung der vierten Zelle des zweiten Quartetts massgebend zu sein, da deren Abkömmlinge jetzt das Hinterende, gegenüber dem Scheitelorgan, einnehmen, wo vorher der Blastoporus lag. Diese Zelle, nach der üblichen modernen Furchungsnomenclatur mit 2d bezeichnet, hat als primärer Somatoblast zu gelten. Robert macht darauf aufmerksam, dass die Verschiebung sich nicht auf den Blastoporus beschränkt, sondern dass das Velum ebenso seine Lage ändert, indem das Scheitelorgan, das anfangs symmetrisch auf den ersten Entodermzellen, bez. dem vierten Quartett, ruhte, allmählich immer mehr auf die eine von diesen excentrisch zu liegen kommt. Man kann wohl die Sache so ausdrücken, dass man die Axe des Stomodäums, d. h. der nach innen gerückten Makromere, sich um einen Winkel von mehr als 100° drehen lässt, wodurch eben der Blastoporus unmittelbar unter das Velum gelangt.

Bei *Crepidula* ist der Blastoporus nach Conklin anfangs eckig, begrenzt von den Blastomeren des dritten Quartetts. Dann nimmt er die Form eines Längsschlitzes an, mit unregelmässigen Umrissen; darauf rundet er sich ab und zieht sich endlich in die Quere als Mund. Er stülpt sich etwas ein, zunächst zu einem geschlossenen Blindsack, der sich nachher ins Archenteron, den von grossen Zellen umschlossenen Mitteldarm, öffnet. Anfangs richtet sich die Einstülpung nach innen und vorn, erst nachträglich, durch die Ausbildung des Fusses und anderer Organe, kommt die richtige Lagerung mit der Richtung nach hinten zu Stande. Das Stomodäum ist von Wimperzellen mit klarem Plasma ausgekleidet. Unter dem Mund liegt eine Doppelreihe grosser Wimperzellen, das postorale Velum, das von Brooks entdeckt wurde; das Band setzt sich in der Mittellinie continuirlich auf die Mittellinie des Fusses fort.

Digitized by Google

Die Wimpern haben den Zweck, Nahrungsflüssigkeit ins Archenteron zu spülen.

Am Hinterende liegt der Wachsthumspunct, an dem die Zellen in flotter Theilung begriffen sind. Es bleiben zwei grosse, flache, wimpernde Analzellen (s. o., Anm.). 2d, der primäre Somatoblast, bildet die Schalendrüse und den Fuss.

Schalendrüse. Mantel. Fuss.

Ueber die bei den Mollusken so verbreitete Schalendrüse sind wohl einige Worte am Platze desshalb, weil der Name auf einem Missverständniss beruhen dürfte. Die Einstülpung, welche eine Drüse anzudeuten scheint, ist wohl nur auf einen secundären Vorgang zurückzuführen, so lange man wenigstens im Thierreich, im Gegensatze zu den Pflanzen, unter Drüse nur eine Vertiefung, nicht aber eine freie, an ihrer Oberfläche secernirende Zellschicht versteht, am wenigsten ein flaches Epithel, das eine Cuticula abscheidet.

Gegenüber dem verlagerten Blastoporus tritt bei *Trochus* eine flache Grube auf, über die sich nachher erst die Ränder seitlich ein wenig vorwölben. Bei *Crepidula* erscheint sie gleich als eine flache, aus säulenförmigen Zellen gebildete Schüssel mit übergreifenden Rändern. Das Material entstammt den Abkömmlungen der vierten Zelle des zweiten Quartetts. Bald öffnet sich die Grube und verbreitert sich; die Schale tritt als eine zarte Conchinkappe hervor, die am Rand immer zunimmt, indem hier die Ektodermzellen, den Mantel bildend, sich in einem derberen Ringe zusammenschliessen. Jetzt kann, namentlich bei dem dotterärmeren *Trochus*, das Thier sich von der Schale ablösen, so dass nur der Mantelrand festhaftet; bei der Retraction des Vorderkörpers legt sich der Leibesumriss dem Schälchen wieder fest an. Nach Robert's Zeichnungen bleibt aber ein Punct stets an der Schale haften, mitten im Feld, fern von den Rändern. Es ist der Ausgangspunct der Schalendrüse, und man sieht an der Figur 76 einzelne Stränge gleich von der ersten Anlage an von der Drüse in den Körper hineinstrahlen, zweifellos die Anlage des Spindelmuskels. Zu bedenken ist, dass die Loslösung der Mantelfläche von der Schale, wie sie die Larve zeigt, wenn sie den Vorderkörper frei entfaltet, eben nur eine Larvenerscheinung ist, die bei der erwachsenen Schnecke nicht mehr vorkommt und auch unter den Larven auf die Diotocardien beschränkt zu sein scheint.

Die Deutung für diese Dinge dürfte die sein: Ursprünglich wurde das Periostracum von der Rückenfläche abgeschieden und durch den Spindelmuskel mit dem Thier verbunden; es wuchs dann bei der Vergrösserung des Thieres weiter, indem über seinen Rand ringsum das Epithel des Mantelrandes sich ein wenig hinweglegte, so wie meist der Rand des zunehmenden Periostracums in einer Rinne oder einem Falz steckt. Diese Vorgänge, die sich anfangs an den vorgeschritteneren Stadien, längst nach der Larvenzeit, abspielten, sind, wie alle Anpassungs-

Digitized by Google

erwerbungen, im Keim immer weiter zurückgeschoben, so dass sich die erste Anlage nur über wenigen Zellen ausbreitet. Der übergreifende Falz, der seine Grösse, d. h. seine Zellmenge, annähernd beibehält, deckt es dabei so weit zu, dass es als drüsenartige Einsenkung erscheint. Dazu kommt noch, dass bei der Zartheit der ersten Abscheidung der Zug der Columellarisanlage genügt, um das Blättchen schüsselförmig zu vertiefen, wodurch der Anschein der Drüse erhöht wird. Wir haben es also in Wahrheit nicht mit einer Schalendrüse zu thun, sondern mit einem minimalen, flachen Periostracum, über welches der Mantelrand rings übergreift.

Bei *Trochus conuloides* beginnt die Kalkabscheidung sehr früh, so dass das erste Periostracum gleich von Kalkgranulationen unterlagert wird, die runde oder ovale Stellen fensterartig freilassen.

Der Mantelwulst hat die erste Vertiefung, die ihn als Kiemenhöhlenanlage vom Körper abspaltet, ursprünglich an der Ventralseite, wo der Fuss sich bildet. Dieser entsteht unmittelbar hinter dem Blastoporus entweder nur aus Abkömmlingen der vierten Zelle des zweiten Quartetts, oder unter Beisteuer der Seitentheile, worüber nichts Genaues feststeht. Da der Blastoporus sich von hinten her schliesst, ist es nicht weiter verwunderlich, dass er bei seinem ersten Auftreten bald paarig oder doch gespalten erscheint, wie bei *Trochus*, *Patella* u. a., bald einheitlich wie bei *Crepidula*. Jedenfalls scheint dieser Unterschied mit der späteren Form nichts zu thun zu haben, oder doch nicht durchgehend, sonst müssten wir bei *Patella* eine Längsspalte finden.

Der Fuss von *Crepidula* entsteht gleichzeitig mit der Schalendrüse als ein Höcker, der nachher breiter erscheint als lang. Der Höcker liegt dann nicht am Vorderende, sondern etwas weiter hinten, er verschiebt sich erst nach vorn. Er besteht aus säulenförmigen Zellen, zwischen denen in der Mittellinie eine pedale Zellplatte bleibt, aus grossen, flachen Wimperzellen. Auch diese dürften, meiner Meinung nach, eine atavistische Bedeutung haben und ebenso mit der Bauchfalte der Neomeniiden, als etwa mit einem Turbellarien- oder Gastrotrichenfusse homolog sein. Nachher hebt sich der Fuss vom Dotter ab, so dass Mesodermelemente sich einschieben können. Gleichzeitig mit den Cerebralganglien entstehen die Otocysten als Einstülpungen an den Seiten des Fusses. Solange sie am Ektoderm liegen, bestehen sie aus cubischen Zellen. Je mehr die Bläschen nach innen rücken und sich erweitern, um so mehr flachen sich die Zellen ab. Die Cerebropedalconnective ziehen gerade auf sie los. Das Operculum entsteht früh; in dem Epithel, das es bildet, sieht man viele drüsenartige Zellen. Die Bildung geht vom primären Somatoblasten 2d aus.

Digitized by Google

Das Mesoderm.

Die Unsicherheit, ob neben dem typischen Mesoderm, d. h. der secundären Leibeshöhle oder dem Cölom, noch ein Mesoderm von anderer Herkunft, d. h. ein Mesenchym bestehe, ist durch die neuesten Untersuchungen an Mollusken und Anneliden immer mehr in positivem Sinne entschieden worden. Kleinenberg ist in der Bekämpfung eines einheitlichen mittleren Keimblattes Sieger geblieben. Man hat zwischen primärer Leibeshöhle — Mesenchym — und typischer, secundärer Leibeshöhle — Cölom — zu unterscheiden, wobei freilich sogleich wieder eine Unklarheit in der Nomenclatur einzureissen droht, denn Robert nennt das typische Cölom das primäre, das Mesenchym aber das secundäre Mesoderm, worin ich ihm zu folgen mich weigern möchte. Leider ist es bis jetzt nicht gelungen, das Mesoderm im Einzelnen bis zur Anlage der verschiedenen Abkömmlinge, die daraus hervorgehen, aufzuklären, wiewohl hier vermuthlich die wahre Ursache der Gastropodenasymmetrie zu suchen ist. Der Grund liegt in der späten Ausbildung.

Das Cölom.

Bei *Trochus* spaltet sich die grosse Urmesodermzelle (viertes Quartett) vom hinteren Makromer auf dem Stadium von 64 Blastomeren läotropisch ab. Auf dem Stadium von 89 theilt sie sich dexiotropisch, fast transversal in zwei annähernd gleiche Zellen, die zur Sagittalebene fast symmetrisch liegen. Auf dem Stadium von 118 giebt jede eine kleine Zelle nach vorn und oben ab. Auf dem von 145 theilen sich die beiden grossen Restzellen in zwei übereinander gelegene, von denen die oberen etwas kleiner sind. Von da an wird es unsicher; die einzelnen Zellen sind nicht in bestimmter Linie weiter verfolgt worden. Und wenn auch, wie gewöhnlich nachher eine hufeisenförmige, bilaterale Anordnung entsteht (die üblichen Urmesodermstreifen), so ist doch das Schicksal der einzelnen Componenten so wenig festgestellt, dass selbst das Abschwenken einiger Descendenten zum Entoderm nicht ausgeschlossen bleibt.

Bei *Crepidula* wird der Mesentoblast (4 d) gebildet auf dem Stadium von 24 Blastomeren; auf dem von 65 hat er sich gesondert in 8, 4 jederseits. Die beiden vorderen sind die Mesoblasten, die beiden hinteren sind Darmzellen. Die beiden vorderen Paare geben jederseits ein Band, halb um das Ei reichend. Alle entbehren des Dotters. Die vordere Zelle, der primäre Mesoblast, theilt sich bald in der Längs-, bald in der Querrichtung. Die grössere Zelle, der Teloblast, liegt nach hinten; durch Theilung werden immer von hinten her nach vorn neue Zellen gebildet, die sich dann im Einzelnen weiter theilen. Anfangs liegen die Mesodermstreifen mehr dorsal, nachher mehr ventral; sie werden vom Ektoderm oder Ektoblasten, der den Dotter umwächst, mit nach unten geschoben. Etwa bis zur 8. oder 9. Zelle ist der Mesodermstreifen deutlich, nachher wird die Weiterführung verschwommen.

Digitized by Google

Vorläufig ist es unklar, welche Gewebe oder Organe von Ektodermquartetten geliefert werden, zum mindesten, in welcher Begrenzung Musculatur und Bindegewebe ihrem Ursprung nach auf verschiedene Elemente zurückgeführt werden müssen. Wenn aber die Autoren namentlich an Larvenorgane, d. h. an unwesentliche Bausteine des Körpers, denken, so ist doch wohl darauf hinzuweisen, dass gerade den ersten Quartetten die wichtigsten Aufgaben zufallen, und dass das erste Quartett die oberen Schlundganglien, d. h. die ursprünglichste Concentration des Nervensystems liefert. Bei *Crepidula* lässt Conklin die vordere, linke und rechte Zelle des zweiten Quartetts Zellen nach innen abgeben für den Larvenmesoblast, besonders für die einzelligen Muskeln oder Myocyten in Fuss und Kopfblase; bei anderen Gastropoden wird das dritte Quartett in ähnlicher Weise herangezogen. Toenniges lässt bei *Paludina* Ektodermzellen in den Fuss einwandern, und P. Sarasin's ähnlicher Angaben für *Bythinia* wurde oben gedacht. Toenniges' Meinung, dass bei *Paludina* das ganze Mesoderm aus dem Ektoderm entsteht, wird von Robert in Zweifel gezogen.

Die Formen, bei denen bisher die Entstehung des Mesoderms aus der vierten Zelle des vierten Quartetts nachgewiesen ist, dürften sein: *Trochus magus* (Robert), *Neritina* (Blochmann), *Crepidula fornicata* und *Cr. plana* (Conklin), *Ilyanassa obsoleta* (Crampton) und *Pterotrachea* (Fol). v. Erlanger's Herleitung des Cöloms von *Paludina* aus einer zweizipfligen Darmausstülpung (s. o.) wird auch von Robert bezweifelt.

Aeussere Excretzellen (Urniere) von *Crepidula*.

Unmittelbar hinter dem Velum, dorsal vom Fuss, schwellen verschiedene Ektodermzellen auf, verlieren ihre Kerne und Zellgrenzen und bilden Vacuolen mit kleinen Granula. Die Vacuolen können verschmelzen. Die Zellen, die anfangs in der Fläche des Ektoblasts liegen, ragen nachher vor, schnüren sich ein und bilden birnförmige Körper. Das Ektoderm an ihrer Basis bleibt ganz unverändert. Allmählich verschwinden einzelne Vacuolen, im freien Larvenstadium verschwinden die ganzen Körper, indem sie vermuthlich abgeworfen werden. Hämatoxylin, das den Embryo blau färbt, macht die Granula roth durch Säure (Harnsäure?). Rabl hielt die Dinge (bei *Planorbis*) einfach für Theile des Velums, ohne excretorische Function, Bobretzky, der u. a. Kryställchen darin wahrnahm, sprach ihnen solche zu. McMurrich, der nur jüngere Stadien vor sich hatte, hielt sie für Ektodermtheile, die im Ektoderm lägen.

Das Entoderm.

Die Zellen des vierten Quartetts sind bei *Trochus* beträchtlich grösser als die Makromeren, von denen sie sich abgelöst haben. Von den drei Zellen des fünften Quartetts gilt dasselbe. Jetzt sind die Makromere oder das Basalquartett kaum mehr von dem Ektoderm zu unterscheiden.

Digitized by Google

Dann kommen noch vier Zellen dazu, die sich von denen des vierten Quartetts als deren untere Verlängerungen abgelöst zu haben scheinen. Jetzt höhlt sich der Urdarm aus, und der Oesophagus tritt mit ihm in Verbindung. Nachher entstehen die Lebern als zwei Aussackungen des Archenterons oder Urdarms.

Für *Crepidula* beschreibt Conklin die Bildung genauer. Die vier Makromere rücken am weitesten nach innen und vorn, wo sie die Decke des Archenterons bilden. Die 3 Zellen, die nach Abscheidung des Mesentoblasts vom vierten Quartett übrig bleiben, liegen um den Blastoporus und bilden den Vordertheil des Urdarms. Das fünfte Quartett, das sich von den Makromeren abspaltet, bildet dessen Seiten, ausser hinten; hier läuft der Urdarm zwischen $5A$ und $5C$ fast bis ans Hinterende. Sie alle enthalten Dotter. Der Urdarm ist ganz von dotterhaltigen Zellen umgeben. Die vier Enteroblasten (s. o.) theilen sich spät weiter und bilden die Bauchwand der hinteren Verlängerung des Mesenterons. Das ist die Grundlage des Darms; dazu kommen weitere Zellen, die sich von den Dotterzellen abspalten. Der Dotter wird aufgebraucht. Hinten besteht lange eine flache Darmgrube. Die Dotterzellen wenden ihre Kerne und ihr Plasma dem Darmlumen zu. Nachher theilen sich die Dotterzellen am Stomodäum. Die mittleren bleiben gross; sie sind das Material, aus dem Magen und Leber entstehen. Dass die Magen- und Leberzellen noch zuletzt gross und voll Dotter sind, passt wohl zu der Auffassung, wonach in der Leber hauptsächlich die Verdauung vor sich geht (s. o.).

Die Torsion.

Die äusseren Vorgänge s. L.

Conklin und Robert haben sich beide bemüht, die Ursache für die Aufwindung des Schneckenleibes in der Ontogenie aufzuspüren. Robert behandelt als letzter das ganze Problem ausführlich. Es scheint an der Zeit, hier noch einmal darauf zurückzukommen.

Boutan hatte an der Entwickelung von *Fissurella* gezeigt, dass die Schale anfangs, nachdem sie sich bereits eingerollt hat, völlig symmetrisch ist, und zwar in exogastrischer Stellung, so dass die Mündung nach hinten, die Spira nach vorn über den Kopf gerichtet ist, genau wie bei *Nautilus*. Dann erfolgt die Torsion. Man hat da wieder mehrere Momente unterschieden. Der Darm krümmt sich zunächst so, dass sich der After, ohne aus der Medianebene herauszutreten, dem Munde nähert, eine Bewegung, die Pelseneer als Flexion ventrale bezeichnete. Dann erfolgt die Drehung, die ihn nach rechts hinüberführt; die Schale macht dabei eine Drehung von 180°; entsprechend wird das Nervensystem beeinflusst etc. Die Umlagerung erfolgt dabei mit verschiedener Geschwindigkeit, bei *Acmaea* nach Boutan im Verlauf weniger Minuten, während sonst meist eine Reihe von Stunden auf den Vorgang verwendet wird. Von besonderer Wichtigkeit scheint mir es, dass die Aufwindung bei beschalten Hinterkiemern und Pulmonaten, von denen besonders die

Digitized by Google

Opisthobranchien in dieser Hinsicht näher studirt sind, weit weniger beträgt, etwa nur 80° oder 90°. Pelseneer suchte diese Thatsache im Sinne einer Detorsion zu deuten, d. h. er nahm an, dass die Bewegung anfangs ebenfalls 180° betragen habe, dass die Thiere aber mit ihrer Schale und ihren Mantelorganen wieder eine rückläufige Bewegung ausführen. Hiergegen wendet sich neuerdings Boutan*), wie mir scheint, mit vollem Recht. Er beweist, dass es sich eben nur um eine weniger vollständige Torsion handelt, die er als „déviation larvaire" bezeichnet. Es leuchtet ein, dass diese Art zu sehen mit der hier vertretenen Anschauung aufs beste übereinstimmt. Die Prosobranchien erscheinen auch in dieser wichtigen Beziehung, die doch das Wesen der Gastropoden bedingt, jetzt nicht mehr als der Ausgangspunct, sondern als extreme Steigerung.

Betreffs der Ursachen, welche die Torsion veranlassten, kommt Robert zu dem Schluss, alle Constructionen, die mit dem erwachsenen Thiere rechnen, zu verwerfen. Man kann sie etwa so ordnen:

Das Segel. Der ältere Carus beobachtete die auf Wimperbewegung beruhende Drehung der Schneckenembryonen im Ei und sucht daraus die Aufwindung abzuleiten.

Das Herz. Bei *Buccinum*- und *Purpura*-Larven sah Grant 1827 die heftigen Pulsationen des Herzens den Vorderkörper stossend beeinflussen und sah darin die Ursache der Asymmetrie.

Nervensystem. Perrier nahm das Nervensystem, bez. die Chiastoneurie, als primäre Ursache, ähnlich Amaudrut die Drehung des Vorderkörpers, bez. des Vorderarms. Hier hätte der Wille gewirkt, ein psychisches Moment, das man besser bei Seite lässt, zumal sich schwer ausmachen lässt, ob es nicht bei allen auf irgend welchen äusseren oder inneren Reiz vor sich gehenden Veränderungen secundär die subjective Empfindung darstellt.

Die Leibeswand. Hierher kann man die Theorie von Spengel und Bütschli rechnen (s. o., S. 16 ff.).

Der Verdauungscanal. P. Sarasin nimmt (bei *Bythinia*) die Krümmung des Darmcanales, den er mit einem Gummirohr vergleicht, zum Ausgangspunct. Die Unterseite würde dabei, von der gestreckten Anlage ausgehend, zur oberen werden und könnte die übrigen Organe zu ähnlicher Verlagerung zwingen. Der Haupteinwand liegt wohl darin, dass viele Thiere mit ähnlicher Darmaufwindung symmetrisch bleiben.

Die Schale. Hierher gehört hauptsächlich die Theorie von Lang (s. o., p. 22). Plate wendet namentlich ein, dass die Schale wohl nie einen Kegel gebildet habe.

Der Spindelmuskel. Fischer und Bouvier kommen auf eine ähnliche Ansicht, indem sie nur insofern eine Abänderung anbringen, als der Muskel seine Insertion von der Spitze nach unten verschieben soll.

*) L. Boutan, La détorsion chez les gastéropodes. Arch. de Zool. exp. et gén. 3 Ser. X. 1902.

Digitized by Google

Die Leber. Plate's Versuch, die Ungleichheit beider Lebern zur Ursache der Aufwindung zu stempeln, hat wenig Anklang gefunden. Es giebt doch gar zu viele bilaterale Thiere mit asymmetrischer Verdauungsdrüse.

Fuss und Mantel. Pelseneer meint, dass bei der Flexion ventrale, die den After dem Munde zu nähern sucht, der Fuss sich hindernd dazwischen schiebt und daher die laterale Abweichung zur Folge habe. Doch wies Götte darauf hin*), dass dem die Beobachtungen der Entwickelungsgeschichte widersprechen; denn die laterale Abweichung beginnt oft schon, wenn der After noch ein Stück vom Fuss entfernt ist. Götte meint vielmehr, dass man von schwimmenden Urformen mit paarigem Fusse nach Art der Pteropoden ausgehen müsse. Der Uebergang zur kriechenden Lebensweise habe dann Unzuträglichkeiten im Gefolge gehabt, die zur Aufwindung der längeren Schale führten. Die ganze hier vertretene Anschauung widerspricht dem.

Die Gonade. Thiele weist mit Recht darauf hin, dass bei den Schnecken die Geschlechtsdrüse einfach ist. Sie soll der linken Gonade alterthümlicher Lamellibranchien (*Arca*) entsprechen, während die rechte verloren ging. Sie würde die Schale einseitig vorgewölbt haben; daher würde sie nach links sich geneigt haben und somit das Ausweichen der Mantelhöhle nach rechts bedingen. Diese Anschauung steht der meinigen am nächsten (s. u.).

Nachdem Robert alle diese Theorien zurückgewiesen hat, sucht er mit Conklin die Ursache in frühen Entwickelungsstadien. Bei der Abspaltung des fünften Quartetts soll die rechte Körperhälfte bevorzugt werden und daher die Drehung der Schale und der übrigen betheiligten Organe nach links bewirken.

Man wird einer solchen einseitig auf die Entwickelungsgeschichte gestützten Begründung, die vom Veliger als Urform ausgeht und ihn plötzlich asymmetrisch werden lässt durch Unregelmässigkeit in der Theilungsfolge der Blastomeren, nicht mehr entgegenzuhalten brauchen, als dass sie einen Verzicht auf jede plausible Erklärung bedeutet; sie ist weiter nichts als eine Umschreibung der Thatsachen.

Die Antwort auf die Frage, ob der Veliger als Urform zu gelten habe, kann nur von einem weit über die Mollusken hinausgehenden allgemeinen Standpunct aus gewonnen werden. Ich habe (Entstehung der Landthiere) diese Larvenform als eine secundäre Anpassung hinstellen zu sollen geglaubt, die erworben wurde, um den mehr oder weniger sessilen Thieren der Litoralzone wenigstens in der Jugend eine freie Beweglichkeit zu verschaffen und ihnen die Möglichkeit zu weiterer Ausbreitung im Meere zu geben. Alle Vorgänge, die in der Ontogenie ablaufen, können doch nur eine doppelte Bedeutung haben; entweder sie sind

*) A. Götte. Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Mollusken. Verhdlgn. d. d. Zool. Ges. VI. 1896.

Digitized by Google

cänogenetische Anpassungen an das Larvenleben, oder sie sind durch Rückverlagerung der Erwerbungen, die im späteren Leben gemacht wurden, auf die frühen Entwickelungsstadien zu erklären. Wollte man die letzten Ursachen der Umwandlungen in dem jeweiligen Stadium suchen, in dem sie sich zuerst bemerkbar machen, dann hätte man consequenter Weise jedem Furchungsstadium den Werth ursprünglicher Selbstständigkeit zuzusprechen; man hätte an einen Vorfahren zu denken, der aus zwei, einen anderen, der aus vier Zellen bestand, u. s. w., was absurd sein würde. Zu den Vorgängen, die, in späteren Lebensepochen erworben, ihren Einfluss weit in die Ontogenie zurückschieben, gehört die Torsion. Meiner Meinung nach kann sie nur auf die einfache Gonade und die einseitigen Geschlechtswege zurückgeführt werden, denn die Genitalöffnung ist das einzige Organ, das bei allen Gastropoden asymmetrisch liegt. Da aber weder aus der Ontogenie noch aus der vergleichenden Anatomie sich die geringste Andeutung ergeben hat für einseitigen Schwund dieser Organe, so hat man eben bis auf Vorfahren mit solchen einfachen Organen zurückzugehen. Das sind aber entweder Turbellarien mit einfacher Genitalöffnung, die an den Seitenrand vorgelegt werden musste, oder Thiere mit einfacher Gonade, die zwei Ausführgänge hatte, von denen der eine nur benutzt wurde, wie etwa die Sagitten und vermuthlich die Gastrotoiden.

Der Versuch, die Torsion auf die Ungleichmässigkeit etwa im fünften Quartett zurückzuführen, scheitert schon an der einfachen Thatsache, die sich immer klarer herausstellt, dass nämlich bei rechts- und linksgewundenen Schnecken die Furchung von der ersten Furche an in entgegengesetztem Sinne sich vollzieht, daher man zum mindesten im Ei selbst die Ursache der Asymmetrie erblicken müsste. Selbstverständlich muss sie darin vorhanden sein, aus entwickelungsmechanischen Gründen. Doch ist die Zeit wohl vorbei, die alle Umwandlungen der Lebewesen einzig und allein auf die zufällige Variation des Keimplasmas zurückführen wollte.

Weitere Vorgänge bei der Entwickelung von *Trochus*.

Die Larve ist jetzt innerlich vollkommen asymmetrisch. Aeusserlich erscheint die Symmetrie indes völlig wiederhergestellt, und nur die beginnende Orientirung der Schale giebt Zeugniss von den inneren Vorgängen. Sie hatte sich zuerst exogastrisch nach dem Rücken eingerollt, dann stellte sie sich endogastrisch, in völliger Symmetrie.

Die Kopftentakel oder eigentlichen Fühler entstanden im Velarfeld, anfangs nach vorn gerichtet und eng gegen den Prototroch gedrängt; nachher ziehen sie sich etwas zurück. Nach einiger Zeit bekommen sie keulenförmige, relativ riesige Papillen, so dass sie verzweigt aussehen wie ein Hirschgeweih. Jede Papille trägt einen Schopf starrer Wimperhaare. Ihre Zahl nimmt mit der Verlängerung des Tentakels zu, ihre Grösse bleibt dieselbe. Schliesslich ist der ganze Riechfühler mit solchen Sinnesknospen bedeckt. Die Augen erscheinen zunächst als dunkle Flecken,

Digitized by Google

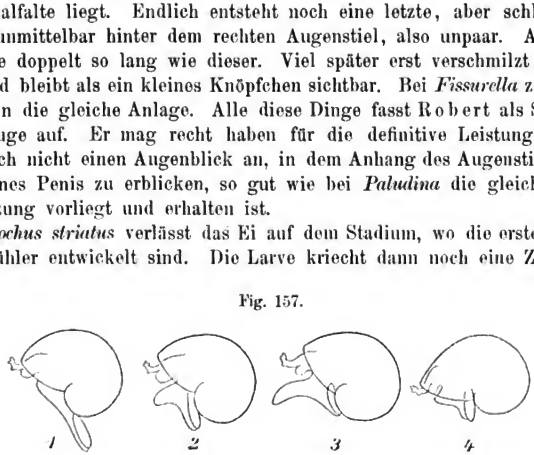
dann werden sie becherförmig und bekommen ihre Linse; nachher erst werden sie gestielt.

Nach der Torsion verlängert sich der Fuss und bekommt die definitive Form, anfangs in seinen Bewegungen durch die Cilien der Sohle stark unterstützt. Bald vermag er sich auch zusammenzuklappen, so dass die Schnecke sich in die Schale zurückziehen kann, wobei der Deckel zunächst nur unvollkommen schliesst.

In ganz ähnlicher Weise, nach Form und Histologie, wie die Kopftentakel, erscheinen jederseits drei Epipodialfühler, in ihrer Anlage und Ausbildung von vorn nach hinten fortschreitend. Hinter jedem entsteht gleichzeitig noch eine gestielte Keule, mit kurzen, halb starren Cilien bedeckt, die nur selten etwas schlagen. Eine solche Keule kommt nachher noch jederseits vor dem ersten Epipodialfühler, da wo nachher die Epipodialfalte liegt. Endlich entsteht noch eine letzte, aber schlankere Keule unmittelbar hinter dem rechten Augenstiel, also unpaar. Anfangs wird sie doppelt so lang wie dieser. Viel später erst verschmilzt sie mit ihm und bleibt als ein kleines Knöpfchen sichtbar. Bei *Fissurella* zeichnet Boutan die gleiche Anlage. Alle diese Dinge fasst Robert als Sinneswerkzeuge auf. Er mag recht haben für die definitive Leistung, doch stehe ich nicht einen Augenblick an, in dem Anhang des Augenstiels den Rest eines Penis zu erblicken, so gut wie bei *Paludina* die gleiche Verschmelzung vorliegt und erhalten ist.

Trochus striatus verlässt das Ei auf dem Stadium, wo die ersten Epipodialfühler entwickelt sind. Die Larve kriecht dann noch eine Zeitlang

Fig. 157.



Phasen eines jungen *Trochus striatus*, der sich innerhalb der Laichgallerte vorwärts bewegt. Nach Robert.

in der Laichgallerte umher auf eine eigenthümliche Weise. Erst streckt sich die hintere Sohlenhälfte nach hinten aus, wobei sie sich gewissermassen gegen die schleimige Unterlage stemmt und dadurch den Körper etwas nach vorn schiebt. Dann verkürzt sie sich ganz langsam. Damit aber dabei der Körper nicht wieder zurückgleitet, wird die Vordersohle, das Propodium, nach vorn und unten ausgestreckt, so dass es im Schleim Halt findet. Dann führt das Thierchen eine plötzliche allgemeine Contraction aus, die es fast ins Haus zurückführt, wobei das Propodium den Fixationspunct bildet, nach welchem sich das Ganze hinbewegt. Darauf wiederholt sich das Spiel von Neuem. Nach kurzer Periode wird

Digitized by Google

diese Bewegungsart wieder aufgegeben, und das gewöhnliche Gleiten tritt an ihre Stelle.

Es ist Robert entgangen, dass die einzelnen Momente der larvalen Locomotion scharfe Parallelen bei erwachsenen finden. Das Anstemmen gegen die Unterlage nach hinten durch eine von vorn nach hinten gerichtete Schwellung ist die normale Bewegung bei *Pomatias*, also einem Landprosobranch. Das Ausstrecken und Fixiren des Propodiums aber wird unter den Vorderkiemern ausgeübt von *Natica*, wenn sie sich in den Sand gräbt. Noch schärfer ist die Parallele mit einem *Cardium*, das durch Fixation des knieförmig abgebogenen Vorderfusses im Boden sich vorn befestigt und dann durch Contraction des ganzen Fusses einen Sprung ausführt.

Die Mantelhöhle vertieft sich regelrecht. Zu keiner Zeit zeigen Schale und Mantel einen Schlitz, so dass das Schlitzstadium nicht das ursprüngliche zu sein scheint. Die Kieme tritt erst weit später auf.

Die endogastrisch-symmetrische Larvenschale ist glatt. Wie es scheint zusammen mit dem Kriechen beginnt in einer Anwachslinie plötzlich die Sculptur der Teloconcha, unter gleichzeitiger Verdickung. Und damit tritt die asymmetrische Aufwindung ein, anscheinend indem das Gehäuse jetzt sich nach rechts neigt und dadurch die Schnecke genirt. Ungleicher Zug bewirkt damit die Asymmetrie des Mantels.

Entwickelungsdauer.

Hier mögen Robert's Befunde über die rasche Entwickelung der Trochiden Platz greifen. Ein grosser Unterschied findet insofern statt, als bei *Trochus magus* mit einzeln abgelegten Eiern das Auskriechen des schwärmenden Veligers viel früher eintritt als bei Arten mit Gallertlaich.

	Tr. magus.	*Tr. conuloides.*	*Tr. striatus.*
Veliger vollendet	18 St.	24 1/2 St.	22 St.
Auskriechen	20 „	—	—
Beginn der Torsion	29 „	30 1/2 „	34 „
Ende derselben	36 „	36 1/2 „	42 „
Auftreten der Tentakel	90 „	54 1/2 „	69 „
Auftreten der Epipodialtaster	150 „	84 1/2 „	80 „
Auskriechen	—	180 1/2 „	124 „

Für *Paludina* weist Toenniges darauf hin, dass die Entwickelung in den wärmsten Monaten beschleunigt ist.

Ich schliesse hier einige Daten über *Paludina* und dann die über die Ausbildung der einzelnen Organe an.

Digitized by Google

Die Entwickelung von *Paludina* (Fig. 158).

Paludina, deren Ontogenie zuerst von Leydig, dann von Bütschli, v. Erlanger und zuletzt von Toenniges untersucht wurde, zeigt manche Besonderheiten, die wohl darauf zurückzuführen sind, dass wir es mit einer alterthümlichen Form zu thun haben, die in manchen Punkten ursprünglichen Gastropoden näher stehen dürfte, als irgend eine, deren Ontogenie wir kennen. In den früheren Stadien finde ich ausserdem stärkere Anklänge an die Heteropoden.

Die Blastula ist anfangs fast kugelig, dann etwas abgeflacht, mit deutlicher Furchungshöhle. Die Abflachung vollzieht sich in Folge der Gastrulation, wobei das Blastocöl fast verschwindet, ähnlich wie bei *Firoloides*. Die erst annähernd nierenförmige Gastrula weitet sich aus und wird glockenförmig, wobei sich der weite Blastoporus zu einem Spalt verengert. Bezüglich des Mesoderms (s. o.) schliesst sich Korschelt der früheren Angabe Bütschli's (1527) und den Ergebnissen von Toenniges an (gegen v. Erlanger), wonach, wie bei anderen Gastropoden, zwei solide Mesodermstreifen vorhanden seien, anfangs aus wenig Zellen bestehend, dann sich vermehrend; die einzelnen Zellen lösen sich früh ab und vertheilen sich unregelmässig in der Furchungshöhle.

Inzwischen haben zwei Reihen besonders grosser Ektodermzellen sich mit Wimpern bedeckt, so dass das Trochophorastadium erreicht ist. Der Wimperkranz begrenzt das durch Zellvermehrung vergrösserte Scheitelfeld, ohne dass es dabei zu einem Apicalorgan kommt. Der Blastoporus liegt am Hinterende, wird aber durch stärkeres Wachsthum und Ausbauchung der Ventralfläche etwas dorsalwärts verschoben. Ueber das Schicksal des Blastoporus gehen die Ansichten auseinander. Nach Bütschli und v. Erlanger soll er erhalten bleiben und in den After übergehen, während er sich nach Rabl schliesst. Es scheint, dass er bei der Verengerung zunächst als Schlitz oder Spalt die ganze Bauchfläche überzieht. Durch weiteren Schluss des Mitteltheiles und Verlöthung seiner Ränder würde dann der Mund vorn an das Velum zu liegen kommen, der After aber die ursprüngliche Lage beibehalten. Vor dem After bildet sich auf dem Rücken ein nur wenig eingesenktes aus derben Epithelzellen zusammengesetztes Feld; es stellt die Schalendrüse dar, die somit hier zuerst nicht als geschlossene Tasche, sondern nur als flache Mulde auftritt; sie scheidet ein dünnes Cuticularhäutchen ab, den Anfang der Schale. Auf der Ventralseite hinter dem Velum senkt sich das Stomodäum ein, das sich nachher mit dem Urdarm verbindet. Der Embryo ist jetzt an dieser Stelle mehr abgeplattet, anstatt der vorhergehenden Glockenform. Das Mesoderm, in spindelförmige Zellen aufgelöst, lässt jetzt die *Urnieren* erkennen. Sie legen sich in Form je eines compacten Zellhaufens hinter dem Velum an, der ein Lumen bekommt, sich als kurzer Schlauch in die Länge streckt, mit dem Ektoderm sich verbindet und sich innen, besonders im Fundus, mit Wimpern bedeckt. Nachher senkt sich bei *Paludina* das Ektoderm etwas ein, tiefer bei

Digitized by Google

Bythinia, wo es einen distalen Abschnitt des Schlauches bildet, nie aber so tief als bei den Pulmonaten. An der Bauchfläche wölbt sich jetzt der Fuss vor, der weitere Verschiebungen zur Folge hat. Das Scheitel- oder Velarfeld flacht sich immer mehr ab und kommt, indem der Mund an das Vorderende rückt, ganz auf die Dorsalseite zu liegen.

Die Schalendrüse hat sich jetzt, secundär also, wesentlich verändert; sie hat sich am Vorderende zu einer Tasche eingestülpt, die von dem bräunlichen „Chitin"-, besser wohl Conchinpfropf, ausgefüllt ist (ist er die Folge der Stickstoffausscheidung sich hier anheftender Spindelzellen, welche den Spindelmuskel darstellen?). Das Epithel des ganzen Feldes der Schalendrüse ist jetzt ausserordentlich hoch. Das Schalenhäutchen oder Periostracum breitet sich weiter auf der Rückenfläche aus. An seinem Umfange ist das Epithel noch immer verdickt. Hinten, zunächst über dem After, entsteht als flacher Wulst die Mantelfalte. Sie wächst, wenn der After nach vorn rückt, mit nach vorn, wobei sich allmählich die Mantelhöhle zur Grube einsenkt, in welche der Anus mündet.

Am Stomodäum, das sich mit dem Ur- oder Mitteldarm verschmolzen hat, stülpt sich die Radulatasche aus. An der Ventralseite des Mitteldarms legt sich als weite Aussackung die Leber an.

In der Anlage der mesodermalen Organe, Herz, Niere, Gonade, überwiegt die rechte Seite. Die letzteren beiden münden mit in die Mantelhöhle. Der Embryo steuert ohne weitere Ablenkung direct auf die definitive Form zu. Der Fuss vergrössert sich; an seinen Seiten stülpen sich die Otocysten ein. Wenn die Tentakel und an ihrer Basis die Augen entstehen, lässt noch der Rest des Wimperkranzes erkennen, dass sie in typischer Weise Abkömmlinge des Velarfeldes sind.

Weitere Wachsthumsverschiebungen, wie sie Bütschli beschrieben und constructiv verwandt hat, s. o. (p. 18). Einzelheiten über die Organe s. u.

Velum und Kopfblase.

Die hier vertretene Anschauung, wonach der Ursprung der Vorderkiemer auf dem Lande zu suchen ist, mit Lungenathmung, dürfte durch die Entwickelung des Velums wesentlich unterstützt werden. Nach Conklin entsteht bei *Crepidula* zunächst eine Kopfblase, nach Art der Pulmonaten; sie verkleinert sich nachträglich auf Kosten des erst ziemlich spät entstehenden Velums. Ein Scheitelorgan wird erzeugt, doch ohne den charakteristischen Wimperschopf der Trochophora aus verwandten Thiergruppen. Dadurch, dass das Scheitelorgan nach vorn rückt, wird der Haupttheil der Kopfblase hinter ihm zu der Nackenblase, welche die Lungenschnecken kennzeichnet.

Der ächte Wimperschopf scheint am besten ausgeprägt bei *Patella*, wie denn die Docoglossen am ehesten eine typische Trochophora haben. Aber gerade bei denen bin ich, ohne Berücksichtigung der Ontogenese, dazu gekommen, sie für alte Lungenathmer zu halten, was neuerdings

Digitized by Google

durch Beobachtung bestätigt wurde (s. o.). Somit hat bloss dieser abweichendste Zweig sich in frühester Jugend am stärksten der charakteristischen marinen Larvenform angepasst.

Trochus, also das marine Rhipidogloss, wird schwerlich in Bezug auf seine Larve von solcher Form abgeleitet werden können. Denn bei ihm bildet sich gar kein eigentliches Apicalorgan, am wenigsten ein Wimperschopf, sondern die Kopfblase, ohne jede Function, legt sich in schwacher Einstülpung dem Entoderm an. Man wird diese Larve leichter an den Pulmonatenembryo, dessen Kopfblase einsinkt, angliedern können, als an die ächte Trochophora, da doch für den Verlust des apicalen Sinneswerkzeuges gar kein Grund vorliegt.

Nicht unwesentlich in derselben Richtung scheint mir die Thatsache, dass das Velum nirgends, ausser vielleicht bei *Patella*, in der Form eines ächten Prototrochs auftritt; hinten bleibt überall eine Lücke, vorn ist der Wimperkranz am stärksten und führt bald zu Ausladungen. Die Bilateralität wird also in keinem Falle aufgegeben.

Gerade in Bezug auf die Abweichungen der Prosobranchienlarven von der typischen Trochophora scheint mir es am einfachsten, von den Lungenschnecken auszugehen. Dazu kommt die Thatsache, dass das Velum in der Ontogenese später auftritt und namentlich später functionirt, als das allgemeine Wimperkleid, das zunächst den Embryo rotiren lässt, wie bei einem Basommatophoren etwa. Dass aber gerade die Diotocardienlarve noch der typischen Trochophora am ähnlichsten wird, hat dieselbe Ursache, welche die Genitalorgane so sehr alterirt hat, die ganze oder halbe Sessilität in der Litoralzone, welche nothwendigerweise der Larve die geeignetste Schwimmform aufprägen musste.

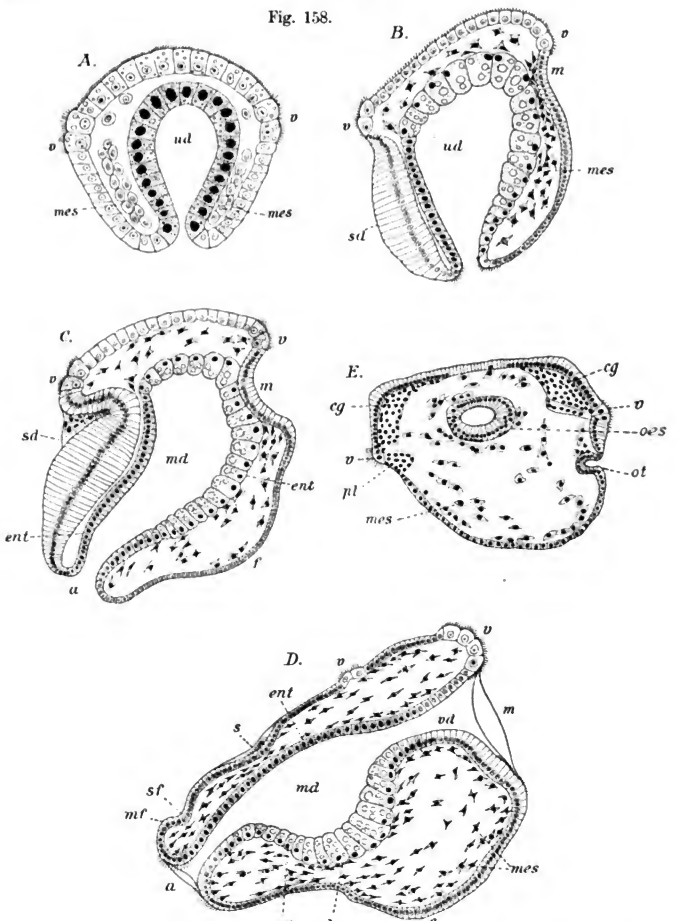
Die Urnieren.

Zu dem gleichen Ergebniss führt, wie mir scheint, die Entwickelung der Urnieren. Am besten sind sie entwickelt bei den Pulmonaten, deren Kopfblase durch früh eingewanderte contractile Mesodermelemente pulsirt; die Muskelfasern verlangen die stärkere Abfuhr ihrer stickstoffhaltigen Abfallproducte von innen her. Je mehr die Geisselzellen des Velums an die Stelle dieser Muskeln treten, um so mehr werden die Urnieren zurückgebildet und auf oberflächliche Ektodermzellen beschränkt. Zum guten Theil übernehmen die Velarzellen selber die Stickstoffabfuhr. Bei *Neritina* werden rechts und links excretbeladene Zellgruppen neben dem Velum abgestossen. Schon im eben sich furchenden Ei treten die Gruppen von Excretkörnchen auf (LIII 1).

Noch drastischer wird der Beweis bei dotterreichen Eiern, z. B. von *Fusus* und *Nassa*. Hier beschränkt sich das Velum zunächst nur auf den vorderen Theil über dem Munde und greift erst allmählich weiter herum. Bei *Fusus* bleibt sogar eine grosse Kopfblase erhalten. Bei *Nassa* aber beschreibt Bobretzky (LII 7), wie Salensky bei *Calyptraea* und *Vermetus*, ein Larvenherz, d. h. eine durch contractiles Mesenchymgewebe pulsirende

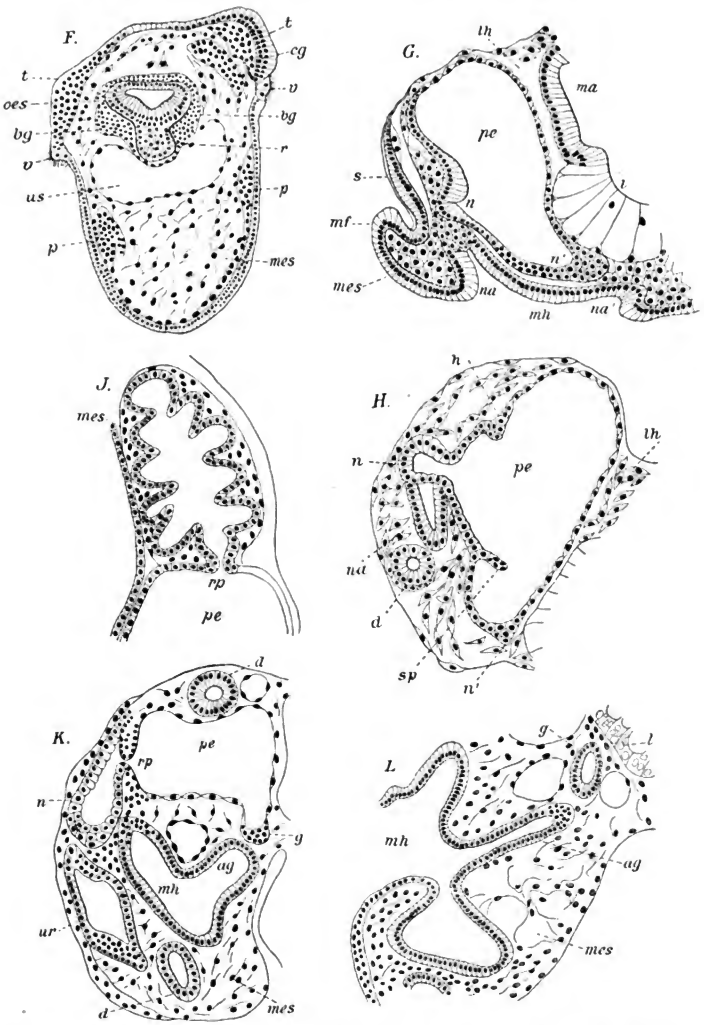
Digitized by Google

Fig. 158.



Schnitte durch Paludinenembryonen auf verschiedenen Altersstadien. *A* Frontal-; *B*, *C*, *D* Sagittalschnitte. *E*, *F* Querschnitte durch die vordere Gegend. *G*, *H* Querschnitte durch die Herzbeutelgegend. *J* Schnitt durch die Niere eines ziemlich reifen Embryos *K* Querschnitt durch das Hinterende. *L* Aus einem Sagittalschnitt.
a After. *ag* Genitalgang. *bc* Buccalganglion. *cg* Cerebralganglion. *d* Darmcanal. *ent* Entoderm. *f* Fussanlage. *g* Anlage der Gonade. *h* Herzanlage. *l* Leberanlage. *lt* Leibeshöhle. *m* Mund in *B* und *C* Stelle des später entstehenden Mundes. *ma* Magen. *md* Mitteldarm. *mes* Mesoderm. *mf* Mantelfalte. *mh* Mantelhöhle. *n* definitive, *n'* rudimentäre Niere. *na*, *na'* deren Ausführgänge in der Anlage, Ureter. *oes* Oesophagus. *ot* Otocyste. *p* Pedalganglion. *pc* Pericard. *pl* Pleuralganglion. *r* Radulascheide. *rp* Oeffnung der Niere ins Pericard. Renopericardialgang. *s* Schale.

Digitized by Google



sd Schalendrüse. *sf* Schalenfalz. *sp* Septum des Pericardiums. *t* Tentakelanlage. *ud* Urdarm. *ur* Ureter. *us* Ursinus. *v* Velum.
Nach Erlanger und Toenniges, verbessert von Korschelt.

Digitized by Google

Stelle im Nacken; wir haben also die contractile Kopfblase der Stylommatophoren, deren vorderer Theil sich zum Velum, d. h. zum marinen Schwimmorgan, umwandelt, während die hintere Hälfte noch der embryonalen Blutcirculation und Athmung dient, eine Deutung, die merkwürdigerweise von keinem Beobachter gefunden wurde.

Charakteristisch ist es nun, dass bei diesen Formen die Urnieren zwar in [illegible] Gestalt äusserer excretorischer Zellgruppen auftreten, die nachher [illegible]n gehen, dass diese aber, scheinbar vom Velum entfernt, seitlich [illegible] hinten vom Wimperkranz auftauchen, nämlich zu den Seiten des cor[illegible]ilen Larvenherzens, die Subvelarzellen Bobretzky's. Hier ist die [illegible]schenstufe zwischen den niederen Formen, bei denen ein grosses, geschlossenes Velum mit unmittelbar daranliegendem Excretionsorgan vorhanden ist, und den Stylommatophoren, bei denen eine contractile Kopfblase, ohne jede Ausbildung des Velums, eingestülpte Urnieren zur Entleerung der Abfallstoffe zur Seite hat, so vollkommen als möglich. Auch die Kopfblase und der Fuss sollen übrigens pulsiren können, wie man denn derartige unregelmässige Pulsationen noch häufig in der Haut erwachsener Schnecken wahrnimmt.

Die Schale.

Ueber die Bedeutung der Schalendrüse s. o. Wenn von dieser Einsenkung zunächst ein bräunlicher Pfropf gebildet wird, der bei *Paludina* nach Bütschli vor der eigentlichen Schalenbildung ausgeworfen werden soll, bei anderen, *Firoloides* z. B., bleibt, so kommt auf diese vorübergehende Abscheidung weniger an, als auf das anfangs flach ausgebreitete Periostracum, das bald sich kugelig-napfförmig vertieft, exogastrisch symmetrisch weiterwächst und dann erst asymmetrisch verschoben und aufgerollt wird. *Pterotrachea* und *Firoloides* bringen es auf etwa zwei Umgänge und werfen es dann ab; die Carinariden erweitern es maximal (s. u.), auch *Trochus* und *Patella* können anfangs die Mantelfläche von der Schale abheben, was sonst unmöglich scheint. Alle, auch die scheinbar symmetrischen Schalen, wie die von *Patella* und *Fissurella*, haben einen spiralig aufgewundenen Anfang. Bei denen mit Mantelspalte — *Pleurotomaria, Fissurella, Scissurella, Emarginula, Haliotis* — beginnt, nach Boutan's Ergebnissen an *Fissurella*, die Schale doch allemal mit ganzrandigem Peristom. Erst auf weiteren Stadien, vermuthlich dann, wenn die freien Kiemenspitzen, d. h. der Beginn der Kiemenanlage, sich bildet und dazwischen ein Mantelschlitz, fängt die Schale an ihren Schlitz zu bekommen, indem die neuen Anwachsstreifen unterbrochen werden (L.). Dieser Schlitz bleibt dann entweder continuirlich, z. B. bei *Pleurotomaria*, oder er schliesst sich bald ganz bis auf den ersten Anfang, so dass die Fissurellenschale mit ihrer apicalen Oeffnung herauskommt, oder er wird intermittirend überbrückt bei *Haliotis*.

Das Operculum scheint anfangs überall angelegt zu werden, so zwar, dass es bald dem Fuss unmittelbar aufliegt, bald von einem be-

Digitized by Google

sonderen Lappen getragen wird. Selbstverständlich wird es oft genug wieder abgeworfen.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Ganglien entstehen durchweg durch Delamination aus dem Ektoderm. Höchstens für die Cerebralganglien von *Vermetus* könnte man mit Salensky eine Art Einstülpung annehmen, wiewohl eigentliche Cerebraltuben nirgends beschrieben werden. Für die Commissuren und Connective scheint es noch zweifelhaft, ob sie, wie die Nerven, durch Auswachsen von den Ganglien aus oder auch vom Ektoderm unmittelbar, aus den die Ganglien verbindenden Partien, hervorgehen, wie solches oben für *Crepidula* und *Patella* beschrieben wurde. Die Pleuralganglien werden bei *Bythinia* und *Paludina* als zwei Ektodermverbindungen hinter dem Velum, etwas ventral, angelegt; ebenso, doch weiter hinten, die Intestinalganglien, nahe dem Mantelrand, gleichfalls etwas ventral; sie sind anfangs symmetrisch und werden erst nachträglich zur Chiastoneurie verschoben. Das Abdominalganglion entsteht bei denselben hinten am Boden der Mantelhöhle, dorsal vom Herzen. Die Buccalganglien endlich spalten sich, gleich in definitiver Lagerung, vom Stomodäum, dem ektodermalen Vorderdarm, ab.

Ueber Tentakel, Epipodialtaster, Auge und Otocysten s. o. Bemerkt mag nur werden, dass bei *Firoloides* nach Krohn auffälligerweise zuerst der rechte Fühler hervorsprosst und bereits ziemlich gross ist, während der linke noch fehlt (1562). Die Augen entstehen gleich mit dem ersteren völlig symmetrisch. Das Auge von *Vermetus* soll nach Salensky mit den Platten, die die Anlage der Cerebralganglien darstellen, sich einsenken, dann zum Bläschen abschnüren und nachher erst von den Nervenknoten ablösen und in seine subcutane Lage gelangen. Bei *Paludina* beschreibt v. Erlanger zunächst die Einstülpung und Abschnürung des Bläschens, dann das Auftreten von Pigment im proximalen Abschnitt, der zur Retina wird, während der blasse vordere die Cornea liefert. Durch Abscheidung ins Innere entstehen Linse und Glaskörper zunächst als homogene Gebilde, nachher ziehen von der Retina zarte Fasern zur Linse. Derselbe sah das Osphradium von *Paludina* erst spät neben dem Kiemenwulst auftreten als mehrschichtigen Ektodermwulst, in welchem nachträglich ich die Krypten einsenken.

Die Fussdrüsen.

Dass die Anlage der Fussdrüsen nicht mit der definitiven Ausbildung übereinzustimmen braucht, ist oben für *Firoloides* mit der embryonalen zweilappigen Vorderranddrüse angegeben. Es ist überhaupt fraglich, inwiefern die beschriebenen Organe richtig als Homologa gedeutet werden. Die Beschreibung z. B. der tiefen, schlauchförmigen Einsenkung am Fusse von *Nassa* (Bobretzky) passt der Lage nach mehr zu einer Sohlen-, als zu einer Vorderranddrüse (244). Nach Salensky bekommt *Vermetus*

Digitized by Google

zwei Einstülpungen, die eine am Vorder-, die andere am Hinterende. Der Schlauch spaltet sich dann im Innern des Fusses, um die drüsige Partie zu liefern. Wahrscheinlich bleibt nur die vordere erhalten, um sich besonders complicirt auszugestalten, wie es früher beschrieben wurde (1589).

Der Darmcanal (XLIII, XLIX, LII, LIII).

Die Entstehung des Vorderdarms oder Stomodäums aus einer Ektodermeinstülpung s. o. Eine secundäre Einstülpung daran liefert sehr bald die Radulatasche. Vor ihr legen sich, durch weitere Einstülpung, erst später die typischen Speicheldrüsen an.

Ueber die Radulabildung hat eben erst H. Schnabel neue Untersuchungen bekannt gegeben.*) Danach hat die obige Darstellung (p. 482) Correcturen nöthig. Die Ränder der anfangs weiten Radulatasche legen sich von der Mündung her allmählich aneinander, so dass vom Lumen bei *Paludina* nur noch ein kleiner Rest bleibt (LI 7—13). Schon vor der Beendigung dieses Vorganges findet die Ausscheidung der Basalmembran statt: erst nach ihr beginnt die Zahnbildung selbst. Lange aber, bevor die Radula auftritt, schon während die Tasche noch weit ist, lassen sich die Odontoblasten unterscheiden; sie werden terminal angelegt und behalten bei *Paludina* diese Lage zeitlebens inne. Wiewohl die Radulabildung mit der Basalmembran beginnt, hat diese doch nichts mit den Odontoblasten zu thun, sondern wird von dem gesammten basalen oder ventralen Epithel abgeschieden, bei *Paludina* gleich von Anfang an kräftig, nachher schwächer. Die Bildung der Zähne erfolgt an dem hinteren Ende der Basalmembran, zunächst in Zusammenhang mit ihr als dünnes Häutchen, das infolge der weiteren Secretion allmählich emporgehoben wird und den eigentlichen Zahnrücken bildet. Den Abschluss bildet dann die Abscheidung einer besonderen Fussplatte. Die ersten Zähne sind bei *Paludina* von den späteren sehr verschieden. An Stelle der schlanken, messerklingenartigen Formen treten kurze, gedrungene Gebilde auf, am freien Ende kopfartig verdickt, an der Basis halsartig eingeschnürt. Das Epithel an der Decke der Radulapapille betheiligt sich in keiner Weise an der Zahnbildung, die durch diese Feststellung wesentlich vereinfacht erscheint. Anfangs mit glatter Oberfläche, dringt es später in unregelmässigen Packeten bis zur Basalmembran vor. Die Bildung beginnt nicht mit dem Rhachis-, sondern mit dem ersten Lateralzahn, also zunächst zwei Längsreihen, denen sich gleich weitere nach aussen anschliessen. Mit der dritten Querreihe erreicht auch der Rhachiszahn seine richtige Form. Das Vorrücken erfolgt als eine einfache Wachsthumserscheinung, ohne Betheiligung von Fress- oder Schlingbewegungen. Dabei schieben sich auch die Odontoblastengruppen nach vorn und flachen sich allmählich

*) H. Schnabel, Ueber die Embryonalentwickelung der Radula bei den Mollusken. II. Die Entwickelung der Radula bei den Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXVIII. 1904.

Digitized by Google

zu niedrigen Epithelien ab, während aus der compacten Zellmasse des Blindendes neue Odontoblasten sich herausbilden und die vorigen ersetzen.

Das Stomodäum setzt sich dann mit dem Mitteldarm in Verbindung, der aus der Urdarmhöhle hervorgeht. Der Haupttheil der anfänglichen Anlage liefert den Magen und die Lebern; der Darm stellt zunächst nur einen Blindschlauch daran vor. Dadurch, dass sich dieser mit dem Ektoderm in Verbindung setzt und durchbricht, entsteht der After. Doch wird auch bei *Bythinia* von Sarasin ein ektodermaler Enddarm, ein Proctodäum, beschrieben.

Der weite Mitteldarm, bez. Magen und Leber, scheint recht verschiedene Modificationen zu bieten, je nach der Menge des Dotters in den Makromeren. Man erhält den Eindruck, dass die Leberbildung mit der Aufnahme des Eiweisses im Cocon durch die Mitteldarmzellen zusammenhängt, die durch die Deutolecithtropfen geschwellt und glasig werden, wie Hoffmann beschreibt (s. u.). Diese Eiweissaufnahme stellt wohl den Beginn der Verdauung von Stoffen dar, die dem Embryo von ausserhalb zugeführt werden. So ist bei *Paludina* namentlich der ventrale Theil des weiten Mitteldarms aus solchen geschwellten Zellen gebildet, und durch Ausbuchtung und immer stärkere Lappenbildung, die bei der Geburt des Embryos schon zu länglichen Follikeln geführt hat, entsteht die Leber (Leydig). Bei *Bythinia* wird der grössere Theil des weiten Mitteldarms zur Leber, die sich in Gestalt eines weiten, vorderen, und kleineren, hinteren Sackes anlegt (P. Sarasin, v. Erlanger). Die schmale dorsale Zwischenpartie stellt den Magen dar. Bei den Heteropoden wird der ventrale Theil nach Fol aus colossalen, stark aufgetriebenen Zellen gebildet; er schnürt sich als eine Art Nährsack ab, die unter Lappenbildung in die Leber übergeht. Bei *Fusus* wird die Wand des Mitteldarms zum Theil von den grossen, dotterreichen Makromeren gebildet, welche ihre klare Protoplasmainsel mit dem Kern nach dem Munde hinkehren, und bei *Nassa* wird in Bezug auf Dottersack das Maximum erreicht, wie unten nach W. Hoffmann geschildert wird. Ueber die weitere Aufwindung und Verlängerung des Darms, sowie über die complicirten Verhältnisse des Vorderdarms fehlen alle embryologischen Aufschlüsse.

Pallialorgane, Leibeshöhle, Geschlechtswerkzeuge.

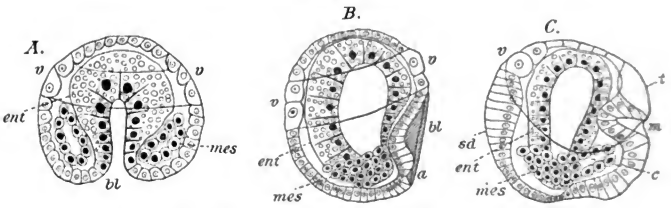
Die Kiemen entstehen erst spät als eine Reihe von Höckern in der Mantelhöhle, die dann Mesoderm zum Aufbau des Septums in sich aufnehmen und zu den Kiemenblättern auswachsen. Bei *Fasciolaria* soll nach Osborn die Kieme sich bereits aussen auf der Körperwand anlegen und erst nachträglich in die Mantelhöhle rücken (LIII 10—12).

Die übrigen inneren Organe, Herz und Gefässe, Nieren, Gonade, sowie Musculatur und Bindegewebe, entstammen dem Mesoderm, einige ektodermale Einstülpungen betheiligen sich an der Bildung des Ureters und der Genitalwege, wenn auch wenig genaue und sichere Angaben

Digitized by Google

über die Einzelheiten vorliegen; am besten sind wir durch v. Erlanger über *Paludina* und *Bythinia* unterrichtet.

Fig. 159.



Junge Embryonen von *Bythinia tentaculata*.
A in Frontalschnitt, *B* und *C* von rechts. *a* Aftergegend. *bl* Blastoporus. *c* Cölom. *ent* Entoderm, *m* Mund. *mes* Mesodermanlage. *sd* Schalendrüse. *E* Ektodermverdickung, aus welcher die Tentakel und Cerebralganglion hervorgehen. *v* Velum.
Nach Erlanger, verbessert von Korschelt.

An und für sich erscheinen die beiden Mesodermstreifen, als Keimblatt genommen, wenig typisch; sie geben bald früher, bald später, bald mehr, bald weniger Zellen ab, die sich in der primären Leibeshöhle oder dem Blastocöl ausbreiten und zu den verschiedenen Muskeln und mesenchymatösen Bindegewebssträngen gruppieren, die bei den einzelnen Familien so stark differiren. Hie und da sondern sie sich etwas stärker, so dass man von einem splanchnischen und somatischen Blatt hat reden wollen. Ein somatisches muss sich ja bei der schliesslichen Dicke des Hautmuskelschlauches rasch bemerklich machen. Der Spindelmuskel bildet sich durch dichtes Aneinanderfügen länglicher Mesodermzellen an der Basis des Fusses. Wesentlich ist, dass im Mesoderm zwei Hohlräume auftreten, rechts und links je einer. Sie verschmelzen nachher zu einem, der den Herzbeutel bedeutet, doch so, dass seine Wand weiterhin die Nieren, das Herz und die Gonade liefert. Das Pericard bedeutet also nach der Entwickelung die secundäre Leibeshöhle oder das Cölom, anfangs von sehr beträchtlichem Umfange. Denn die beiderseitigen kleinen Cölomsäcke haben sich, nachdem sie sich an der Ventralseite zwischen Urdarm und Ektoderm getroffen haben und verschmolzen sind, zu einem grossen, dünnwandigen Beutel erweitert. Es versteht sich wohl von selbst, dass bei den Diotocardien, bei denen der Enddarm das Herz durchbohrt, das Zusammentreffen und die Verschmelzung beider Mesodermsäcke sowohl ober- als unterhalb vom Darm statthat. Das Septum bleibt noch eine Zeitlang als vorspringende Falte erhalten. In der weiteren Entwickelung bleibt die linke Hälfte des grossen Pericardialsackes zurück, während die rechts sich weiter differenzirt. Er dehnt sich an der rechten Seite nach dem Rücken zu aus. In seinen beiden ventral nach rechts gerichteten Zipfeln verdickt sich die Wand und buchtet sich stärker aus,

Digitized by Google

worin sich die Anlage der beiden Nephridien darstellt. Das linke schwindet bald, das rechte vergrössert sich. So bei *Paludina*. Bei *Bythinia* entsteht die Niere durch Abschnürung des hinteren Theiles vom Pericardialsack. *Paludina*, die alterthümlichere Form, steht also auch hierin den Diotocardien näher, über welche die genaueren Untersuchungen fehlen. Die Verbindung zwischen Niere und Pericard bleibt offen und wird zum Renopericardialgang. Der Ureter entsteht bei *Bythinia* von der Niere aus, indem sie sich zu einem Zipfel auszieht, dessen Ende mit dem Ektoderm verschmilzt und als Nephrostom durchbricht. Bei *Paludina* ist umgekehrt der Ureter ektodermalen Ursprungs. Die Mantelhöhle bildet in den beiden Winkeln, die den Nierenanlagen gegenüberstehen, je eine Einstülpung. Von diesen bleibt die linke zunächst unbedeutend; die rechte aber dringt vor und wird zum Harnleiter, der sich mit der Niere verbindet. Diese vertieft sich und bekommt zunächst wenige Vorsprünge, so dass sie dem Papillarsack von *Haliotis* gleicht, bis dann schliesslich ein dichtes Lamellensystem den Hohlraum fast ausfüllt. Die Niere der Monotocardien entspricht also nach der Entwickelungsgeschichte der linken (ursprünglich vor der Aufwindung rechten).

Das Herz entsteht in dem dünnwandigen und geräumigen Pericardialsack dadurch, dass sich links von der Nierenausstülpung dorsalwärts eine Rinne bildet durch seine ganze Länge hindurch. Sie setzt sich mehr und mehr von der Wand ab, ist aber noch offen gegen die Pericardialhöhle, nachdem sie sich bereits losgelöst hat. Eine Einschnürung bedeutet die Unterscheidung von Kammer und Vorkammer. Dann schliesst sich die Rinne zu einem Schlauche, der somit das Pericard durchsetzt.

Die Gefässe gehen auf weite Hohlräume innerhalb des Mesenchyms zurück, und diese knüpfen wieder an die verschiedenen pulsirenden Organe oder Larvenherzen an. Um einen weiten Sinus unter dem Darm gruppiren sich die Mesodermzellen zu einem dünnwandigen Schlauch, er verengert sich allmählich und wird zur Aorta. Aehnlich bildet sich die Kiemenvene.

Die männlichen und weiblichen Organe legen sich bei *Paludina* ganz gleichmässig und schon früh an, schon im Veliger mit höchster Ausbildung der Urniere. Eine rundliche Ausbuchtung der Pericardwand in der Nähe des linken rudimentären Nephridiums wird zur Gonade*). Sie schnürt sich vom Pericardialsack ab und wird zu einem Bläschen. Der Genitalgang, der ihm entgegenwächst, geht von der Mantelhöhle aus, als

*) Ueber die Verhältnisse hat J. M. Drummond in einer vorliegenden Mittheilung (Notes on the development of Paludina vivipara with special reference to the urinogenital organs and theories of gastropod torsion. Proceed. R. Soc. LXIX. 1902, p. 291—294) etwas abweichende Ansichten geäussert. Die rudimentäre linke Niere bleibt danach erhalten; die Gonadenanlage entwickelt sich an der entgegengesetzten, dorsalen Seite des Pericards, sie steht durch einen verdickten Zellwulst des Pericardepithels, der sich nachher aushöhlt, mit der linken Niere in Verbindung. Es würde also schliesslich die Gonade doch durch die linke nach der Drehung rechte Niere nach aussen führen, so dass der Genitalgang dem Ureter entspräche.

Digitized by Google

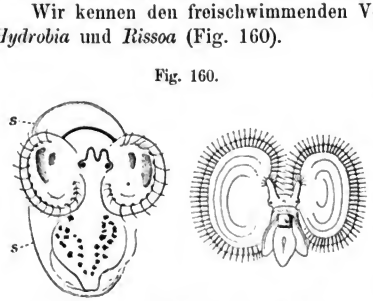
eine Ektodermeinstülpung, die nach v. Erlanger wahrscheinlich auf die Anlage des (ursprünglich) linken Ureters zurückzuführen ist. Sie dringt immer weiter vor und vereinigt sich mit dem Bläschen. Gonade und Genitalgang beginnen sich aufzuwinden, immer noch in beiden Geschlechtern ganz gleich. Ein Unterschied macht sich zunächst am männlichen Gang geltend. Vom Genitalporus nämlich läuft eine Samenrinne nach vorn, die sich dann zum Rohr schliesst, das als Vas deferens zum Penis zieht. Diese Verhältnisse lassen sich schon beim Embryo erkennen. Beim Weibchen treten weitere Differenzirungen erst einige Wochen nach der Geburt ein. Jetzt bilden sich 8—12 schlauchförmige Ausstülpungen aus als Anlage der Eiweissdrüse. Der proximal davon gelegene Eileiter ist auf die verlängerte Gonade zurückzuführen, also mesodermalen Ursprungs, genau wie beim Männchen ein entsprechender Abschnittt der Leitungswege dem Mesoderm entstammt. Der Unterschied zwischen Ovar und Eileiter prägt sich beim Weibchen erst später aus; beide gehen auf die gleiche Anlage zurück, während der Uterus zum Ektoderm gehört.

Metamorphosen.

Die Schwierigkeit, pelagische Larven im Aquarium aufzuziehen und ihre Entwickelung zu verfolgen, bringt es mit sich, dass bisher die Ontogenese allein von solchen Formen bekannt geworden ist, die ihre Entwickelung im Ei oder in der Eikapsel als Embryonen durchmachen. Dazu kommt der Umstand, dass das pelagische Schwärmen um so mehr zunimmt, je wärmer das Wasser. Daher in den Tropen wohl die meisten Vorderkiemer ihre Jugend eupelagisch verbringen. Gerade aus den Tropen aber fehlen naturgemäss systematische Untersuchungen noch fast ganz.

Wir kennen den freischwimmenden Veliger von wenig Formen, wie *Hydrobia* und *Rissoa* (Fig. 160).

Fig. 160.



Veligerlarve von *Rissoa* und *Hydrobia*.
s Schale.
Nach Lovén und Henking.

Alle Gehäuse mit abweichendem Apex (s. o., XXI) bedeuten wohl namentlich dann, wenn die Spitze unvermittelt und scharf gegen die übrige Spira abgesetzt ist, eine Metamorphose, die wahrscheinlich auf einen Wechsel der Lebensweise zurückgeht. Der Procentsatz solcher Schalen scheint nach dem Aequator hin zuzunehmen. Damit hängt wohl die grosse Anzahl jugendlicher pelagischer Warmwasserformen, die bisher nur zum Theil auf erwachsene zurückgeführt werden konnten und als besondere Gattungen beschrieben wurden, zusammen. Der Wechsel bedeutet wohl meistens

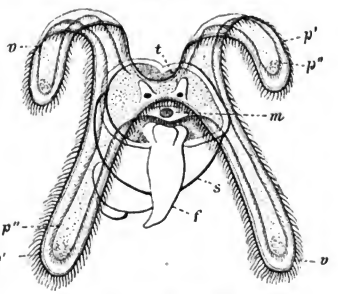
Digitized by Google

den Uebergang von der schwimmenden Lebensweise zur kriechenden; er zeigt sich aber auch in der umgekehrten Richtung, zum mindesten in der verschärften Umwandlung gewöhnlicher Schwimmlarven zur dauernden Anpassung an eupelagischen Aufenthalt, beiden Janthinen und Heteropoden. Doch kommen auch hier Ausnahmen vor. Bei den grossen Embryonen von *Yetus* unter den Volutiden ist bereits die Embryonalschale von der definitiven, die nach Zeichnung und Skulptur durchaus anders ist, geschieden.*) Handelt sich's um nachträgliche Zurückverlegnng eines früheren Zustandes in die Eikapsel?

Für *Crepidula* hat, wie erwähnt, Conklin nachgewiesen, dass Arten mit dotterreichen Eiern eine directe Entwickelung durchmachen, indem die Larven, ohne überhaupt zu schwimmen, sich alsbald festsetzen. Bei Arten dagegen mit wenig Dotter schwärmt die Larve mit Hilfe des Velums einige Wochen hemipelagisch umher und wird dann gleichfalls sesshaft.

Bei jenen eupelagischen Larven aber, von denen in LII 19 eine ältere Abbildung mitgetheilt wird, wird die Anpassung durch eine ausserordentliche Vergrösserung des Velums erreicht. Es läuft in vier Zipfel aus, welche den ganzen Körper der Larve an Länge übertreffen können. Sie sind theils mit kürzeren, theils mit sehr langen Wimpern bedeckt. Die kürzeren Wimpern entsprechen dem postoralen Band. Im Innern haben sie starke Längsmuskeln, die der Retraction, bez. der Verkürzung dienen. Das contrahirte Organ legt das Epithel in dichte Falten. Die Tentakel stehen innerhalb der Zipfel. Uebrigens sind die Zipfel nicht überall ganz gleichmässig dem Kopf eingefügt. Zwar steht das hintere Paar stets über, das untere etwas unter dem Munde; aber während die Insertionslinien der oberen Zipfel stets in einer Transversalebene liegen, können die der unteren ihnen parallel sein oder aber auch senkrecht dazu. Die letztere Lage deutet wohl am besten die Beziehung zum Velum an, mit jener vorderen Einbuchtung über dem Munde. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die vier Zipfel in ihrer Anlage auf die vier Primärtrochoblasten zurückzuführen sind, wobei es unsicher bleibt, ob

Fig. 161.



Veliger mit vierlappigem Velum. *f* Fuss. *m* Mundöffnung. *p'* präoraler, *p''* postoraler Wimperkranz. *s* Schale. *t* Tentakel, an deren Basis die Augen. *v* Velum.
Nach McMurrich (Korschelt).

*) B. B. Woodward, On the nepionic shell of Melo indicus Gmel. (Proced. malac. soc. V 1903).

Digitized by Google

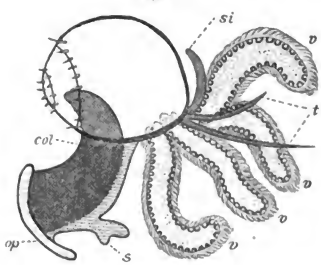
und wieviel andere Zellen noch zu Hilfe genommen werden. Bei der *Atlanta*-Larve hat Gegenbaur anstatt der vier sogar sechs Velarzipfel nachgewiesen, als Ausdruck maximaler Anpassung an die eupelagische Lebensweise. Vermuthlich sind die beiden Seitenzipfel auf die Seitenarme des embryonalen Kreuzes *A* und *C* zu beziehen.

Wie lange solche vierzipflige Larven mit ihrer leichten, meist noch unverkalkten oder doch sehr kalkarmen Schale (vergl. p. 242) im Ocean sich schwimmend umhertreiben, wissen wir zwar nicht aus positiver Erfahrung, können aber den Schluss ziehen, dass solcher Aufenthalt unter Umständen sehr lange, wohl jahrelang, dauert, bis ein glückliches Anlanden an geeigneter Stelle des Litorals zur Metamorphose führt, wobei das Schicksal der Velarzipfel noch völlig unbekannt ist. Der Schluss gründet sich hauptsächlich auf die Larven von *Dolium* und *Tritonium*.

Die *Dolium*-Larve, *Macgillivrayia* Forbes.

Die *Dolium*-Larve ist bald mehr kugelig, bald mehr gestreckt. Die vier Velarzipfel, unmittelbar ober- und unterhalb der Tentakel ansitzend, übertreffen diese weit an Länge und Dicke. Unter den pelagischen Larven nimmt *Macgillivrayia* den ersten Rang ein an Umfang.

Fig. 162.



Macgillivrayia (*Dolium*-Larve).
col Spindelmuskel. *op* Operculum. *s* Sohle. *si* Sipho. *t* Tentakel. *v* Velum.
Nach Simroth.

Nach dem Anlanden wird das Operculum abgeworfen, die Schale aber bleibt und bildet, nachträglich mit Kalk angefüllt, den Apex. Da ergab denn die Untersuchung der Schale von sieben erwachsenen Species, dass *Dolium perdix* relativ die grösste Larvenschale hat, die mithin vermuthlich am längsten im freien Ocean treibt. Die deutsche Planktonexpedition fand sie häufig von der Sargassosee bis zum südlichen Aequatorialstrom. *Dolium perdix* aber ist die Art, welche Westindien mit Ostindien gemein hat; sie fehlt an der Westküste Amerikas. Daraus kann wohl nur der Schluss gezogen werden, dass die discontinuirliche Verbreitung durch die Wanderung der Larve verursacht ist, sei es, dass die Larve jetzt noch um Afrikas Südspitze herum von dem einen Gebiete ins andere gelangt, was wegen der kalten Strömung am Cap unwahrscheinlich ist, sei es, dass die Wanderung in früherer Zeit erfolgte. Diese Epoche würde nach der Pendulationstheorie wenig rückwärts zu suchen sein, als wir noch etwas weiter nördlich, Afrikas Südspitze aber entsprechend dem Aequator näher lag und zugleich noch weiter unterge-

Digitized by Google

taucht und gekürzt war. Die lange Wanderung und entsprechende Insolation der Larve von *Dolium perdix* spricht sich auch in den pelagischen Farben aus: Gelbbraun mit violetter Spitze.

Die *Tritonium*-Larven.

Sie haben gekammerte, lang bedornte Conchinschalen (XX 14). Der Körper entspricht dem der *Dolium*-Larve. Der Rüssel ist, wie es scheint, noch nicht entwickelt, sondern nur eine verlängerte Schnauze. Der Umriss entspricht bereits dem der erwachsenen Schale oder Teloconcha. Die Planktonexpedition brachte eine Anzahl derartiger Larven mit, die wahrscheinlich alle auf dieselbe Gattung zu beziehen sind. Das entspricht wiederum den auffallenden Wechselverhältnissen zwischen West- und Ostindien, wo eine Anzahl Species das discontinuirliche Areal bewohnen, eine andere Reihe durch nächstverwandte, vicarirende Arten im Osten und Westen vertreten ist, nach folgender Liste:

Antillen.	Indic.
Triton testaceus Moerch	*Triton obscurus* Reeve
„ *nobilis* Conrad	„ *variegatus* Lamarck
„ *martinianus* d'Orb.	„ *pilearis* Linné
„ *aquatilis* Reeve	„ *aquatilis* Reeve
„ *rubecula* Linné	„ *rubecula* Lamarck
„ *chlorostoma* Lamarck	„ *chlorostoma* Lam.
„ *thersites* Reeve	„ *thersites* Reeve
„ *gracilis* Reeve	„ *gracilis* Reeve
„ *cynocephalus* Lamarck	„ *cynocephalus* Lam.
„ *undosus* Koener	„ *cingulatus* Pfeiffer
„ *loroisi* Petit	„ *labiosus* Wood
„ *clathratus* Lamarck	„ *ridens* Reeve.

Dabei ist zu bemerken, dass auch manche erwachsene *Triton*-Schalen noch die pelagischen Farben tragen: das Gehäuse ist gelbbraun und weiss gezeichnet, die Spitze aber lila oder violett.

Janthina und die Heteropoden (LII).

Der Apex der Schale weist bei beschalten Heteropoden wie bei Janthinen auf die Herkunft von gestreckten Formen hin. Die bessere Lastvertheilung beim Schwimmen erheischt die Abflachung der Schale, die, wie es scheint, durch plötzlichen Wechsel erfolgt, bei Janthinen wohl dann, wenn sie das mütterliche Floss verlassen und ein eigenes bauen. Dabei scheint die Verwendung des Sohlenschleimbandes zuerst Schwierigkeiten zu machen. Der Beginn des Flosses wenigstens dürfte eine erstarrende kleine Schleimkugel sein, die eine Anzahl winziger Luftbläschen enthält; es dürfte den ersten Schwimmer abgeben, an den sich weiterhin die grossen Blasen anlegen (1163). Dabei mag noch auf eine hochgradige Unbeständigkeit der Jugendformen hingewiesen werden. Während die

Digitized by Google

meisten Larven blind sind, wurden auch gute Augen beobachtet. Diese aber kommen nicht bei eigentlichen Larven vor, sondern bei Embryonen viviparer Arten. Wenn aber die Stadien mit entwickelten Augen als die ursprünglicheren zu gelten haben, dann liegt der Schluss nahe, dass die Janthinen von viviparen Vorfahren abstammen, und in diesem Sinne mag immerhin darauf hingewiesen werden, dass *Recluzia*, jene Janthinide ohne die pelagische Farbenanpassung in der Schale, stark an *Paludina* erinnert. Besonders auffallend ist der Wechsel in der Schalenform von Larven aus demselben Janthinenschwarm. Das Schälchen ist bald kugelig, bald mehr gestreckt, bald abgeflacht, Differenzen, die wahrscheinlich in Druckverschiedenheiten ihre mechanische Erklärung finden, je nachdem die Larven sich in mittel- oder in randständigen Eikapseln entwickelten.

Schliesslich ist noch für diese Kategorie der Janthinen und Heteropoden zu betonen, dass die Larvenschale dieselbe Structur und denselben Kalkgehalt, bei Janthinen auch dieselbe Farbe hat wie bei den erwachsenen.

Nur *Oxygyrus* unter den Heteropoden macht mit rein symmetrischer Conchinschale eine Ausnahme und dürfte daher den Ausgangspunct abgeben.

Dass die *Atlanta*-Larve jederseits ein dreizipfliges Velum hat, wurde erwähnt. Ebenso ist es bei *Carinaria*, doch mit längeren Zipfeln. Bei *Firoloides* und *Pterotrachea* dagegen hat das Segel nach Krohn jederseits nur zwei sehr lange Zipfel. Die jüngeren Stadien dieser Formen haben zunächst den gewöhnlichen Prototroch, wie die *Trochus*-Larve. Dann wird das Segel zweilappig, hinten offen, über dem Munde continuirlich. In diesem Zustande bewegt sich der rundliche Veliger wimpernd in der wie hohl gewordenen Eierschnur, die er bald verlässt, um in langsamen Kreisen frei durch das Wasser zu schwärmen. Mit dem Auswachsen der Velarzipfel und deren voneinander unabhängigem Gebrauch wird die Bewegung allmählich freier.

Eine Besonderheit bedingt hier die Flosse, die zunächst am Vorderende des Fusses als freier Zapfen hervorragt, worin eine gewisse Aehnlichkeit besteht mit dem Fusse der *Macgillivrayia*, bei der auch das Propodium nur als schmale Lamelle hervorragt.

Selbstverständlich bedingt die Verlängerung des Vorderkörpers bei den Carinarien, Pterotracheen etc. eine besonders starke Metamorphose, die sich aber continuirlich ohne Dazwischentreten neuer Larvencharaktere zu vollziehen scheint.

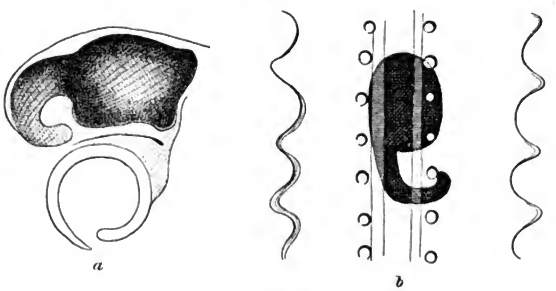
Noch mag erwähnt werden, dass Fol bei dem jungen Embryo von *Firoloides* eine zweilappige Fussdrüse entstehen sah, vorn an der Stelle, wo sie die Stylommatophoren haben (LII 15). Später besitzen diese bekanntlich keine mehr.

Digitized by Google

Lamellariiden.

Die merkwürdigen Schalenverhältnisse s. o. (p. 243). Die Scaphoconcha dürfte dem ursprünglichen Schalenhäutchen entsprechen; und der Umstand, dass dieses Häutchen bald nur noch an seinen Rändern mit einem Wulst, dem Mantelrand, zusammenhängt, findet seine Parallele in dem gleichen Verhältnisse der *Trochus*- und *Patella*-Larve. Man hätte sich dann nur vorzustellen, dass der Zusammenhang mit dem Columellaris ganz gelöst würde, wie bei *Patella*, dass aber durch eine Flüssigkeitsabscheidung von der Mantelfläche dieses Periostracum stark erweitert würde. Die hochnordische *Onchidiopsis*-Larve, die Bergh beschreibt, hat eine ähnliche Schale, hyalin und mit erweitertem Peristom, nur viel feiner längsgerippt (LIII 13—15). Der Hauptunterschied liegt darin, dass diese Schale nicht zur Schwimmschale erweitert ist, sondern dem Larvenkörper unmittelbar anliegt. Das Velum ist entsprechend ungelappt. Die Echinospiralarve der *Lamellaria perspicua*, bei der der obere Theil der Spira abbricht, so dass dem Seewasser auch von oben oder hinten her freier Zutritt gewährt

Fig. 163.



Junge *Echinospira*.
a von der Seite, *b* vom Rücken, bez. von der scharfen Kante der durchsichtigen Schwimmschale. Nach Simroth.

wird, hat anfangs einen gekrümmten Schwanz, der am Vorderkörper ansitzt wie der Schwanz einer Kaulquappe. Er deutet darauf hin, dass diese Form von einer Schnecke mit hohem Gewinde abstammt. Ich habe die Vermuthung ausgesprochen, dass diese mit Clausilien verwandt war, wie es denn wahrscheinlich ist, dass die Lamellariiden zugleich mit den Tunicaten, zu denen sie in so nahen Beziehungen stehen, vom Land in das Meer untergetaucht wurden.

Ueber die übrigen eupelagischen Jugendformen (s. o.) lässt sich bisher kaum mehr ausmachen, als was sich aus der Zusammengehörigkeit ihrer Schalen mit dem Apex ausgebildeter Gehäuse ergiebt. Die Ausschnitte am Peristom der *Sinusigera*-Larven sind jedenfalls auf die Velarzipfel zurückzuführen.

Digitized by Google

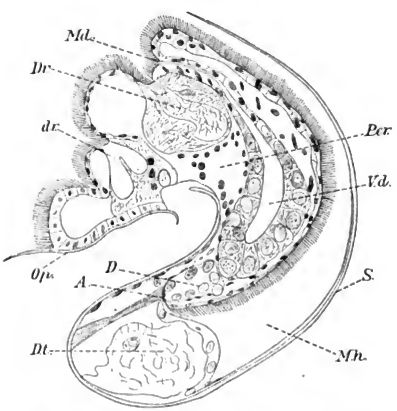
Die Schmarotzer.

Noch von keinem parasitischen Prosobranch kennt man den Kreislauf der Entwickelung. Die wurmförmigen viviparen Formen haben einen Veliger; aber man weiss nicht, auf welche Art er in den neuen Wirth gelangt. Von *Enteroxenos* giebt Kristine Bonnevie, welche am weitesten in dieser Richtung vorgedrungen ist, die Darstellung der Ontogenese eben bis zu dem betreffenden Stadium.

Die Embryonalentwickelung geht in der Centralhöhle des Mutterthieres vor sich, in welcher die Eier gruppenweise, in grösseren oder kleineren Kugeln geordnet, liegen.

Die Furchung ist die eines typischen Gastropoden; die Larve wird mit den gewöhnlichen Larvenorganen ausgestattet, Velum, Otocysten, Fussdrüse, einer symmetrischen Schale und dem Operculum. Jedoch ist zu bemerken, dass ein typisches Velum mit Geisselzellen doch nicht eigentlich zur Ausbildung kommt, sondern eine breitere Bedeckung mit langen Wimpern vorwiegt. Man wird den Schluss ziehen dürfen, dass die Larven auf keinen Fall weit umherschwärmen, um neue Wirthe zu suchen.

Fig. 164.



Medianer Längsschnitt durch eine Larve von *Enteroxenos Oestergreni*.
A Stelle der Analöffnung. *D* entodermaler Darm. *dr* kleine, *Dr* grosse Drüsen des Larvenfusses. *Dt* Dotterreste. *Md* Mundöffnung. *Mh* Mantelhöhle. *Op* Operculum. *Per* Anlage des Pericards. *s* Schale. *Vd* Vorderdarm.
Nach Kristine Bonnevie.

Dotterreiche Formen (LII. LIII).

Embryonen mit vielem Dotter, wie *Nassa*, *Fulgur*, *Fusus* u. a., weichen vom *Trochus*-Embryo etwa in ihrer Entwickelung nicht unwesentlich ab. Das grosse Makromer bedingt namentlich eine Zusammendrängung des Körpers. Der kurze Fuss ragt frei hervor. Das Velum legt sich zunächst nur als ein queres Band über dem Munde an, ohne noch weit herumzugreifen. Dagegen scheint überall eine grosse Kopfblase zu entstehen, ebenso werden von solchen Larven reiche Pulsationen angegeben: Kopfblase, Larvenherz dahinter, Fuss. Man kann wohl daran denken, dass die Dottermenge, die den grösseren Theil des Innern einnimmt, dem

Digitized by Google

Erklärung von Tafel XLVIII.

Ontogonese von Crepidula fornicata. Spätere Stadien.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

A—D die vier Macromere,
a—d die Micromere,
AC Apicale Zellplatte,
Ap.O Apicalorgan,
CC Cerebralcommissur,
CG Cerebralganglion,
CPC Cerebropedalconnectiv,
E Entoderm,
Ex.K Urniere (External Kidney),
Int Darm,
Me Mesoderm,
O Mund,
Oc Augenanlage,
O.M Oeffnung zwischen Dotterzellen und Mesenteron.
Op Operculum,
Ot Otocyste,
P Fuss,
PB Hinterer Zweig des Velums,
PC Hintere Zellplatte,
Post. O. V. Postorales Velum,
Pr. O. V. Praeorales Velum,
P. P. Pedale Zellplatte,
Sh. G. Schalendrüse,
Sh. G. E. Rand der Schalendrüse,
St. Stomodaeum,
T Tentakelanlage,
U. C. Kopfblase,
V Velum.

Fig.

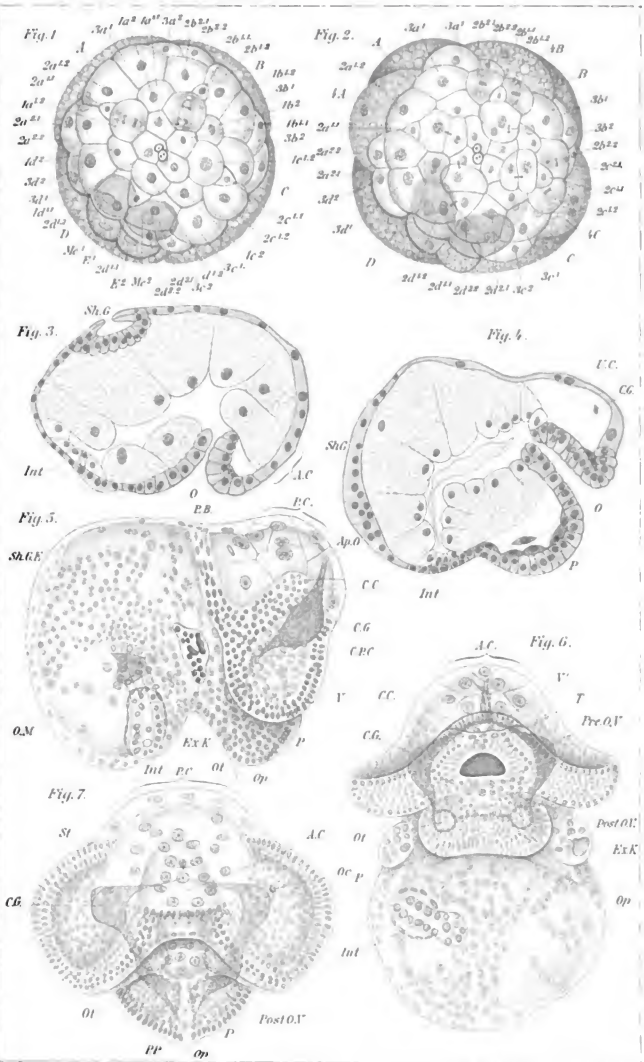
1. Stadium von 44 Blastomeren. Die Urmesodermzelle (Mesenteroblast) hat sich in zwei getheilt; diese beiden haben je eine Entodermzelle abgegeben. Zwei Basalzellen des Kreuzes befinden sich in Theilung.
2. Der Mesenteroblast hat je eine Mesodermzelle abgegeben. Beginn der Mesodermstreifen. 4 Blastomere ($2\,c^{1.2}$, $2\,c^{2.1}$, $2\,b^{1.2}$ und $2\,b^{2.1}$) befinden sich in Theilung.
3. Sagittalschnitt durch einen Embryo, mit noch nach vorn gerichtetem Stomodaeum.
4. Etwas schräg geführter Längs-, bez. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei dem das Stomodaeum sich nach hinten gewandt hat.

5—7. Totalansichten von ungefähr dem Stadium in Fig. 4 oder wenig älter.

5. Seitenansicht von rechts.
6. Ventralansicht.
7. Apicalansicht.

Alle Figuren nach Conklin.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel IL.

Ontogenese von Crepidula und Patella.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel IL.

Ontogenese von Crepidula und Patella.

Digitized by Google

Fig.

1 und 2. *Crepidula fornicata.*

Bezeichnungen für Fig. 1 und 2:

AC Apicale Zellplatte,	*Oc* Auge,
ApO Apicalorgan,	*P* Fuss,
CC Cerebralcommissur,	*Post. O. V.* Postorales Velum,
CG Cerebralganglion,	*Sh. G. E.* Rand der Schalendrüse,
CPC Cerebropedalconnectiv,	*St.* Stomodaeum,
Ex.K Urniere,	*V* Velum.
Int Darm,	

1. Frontalschnitt durch einen Embryo.
2. Aehnlicher Schnitt durch einen etwas älteren Embryo.

3—8. *Patella.*

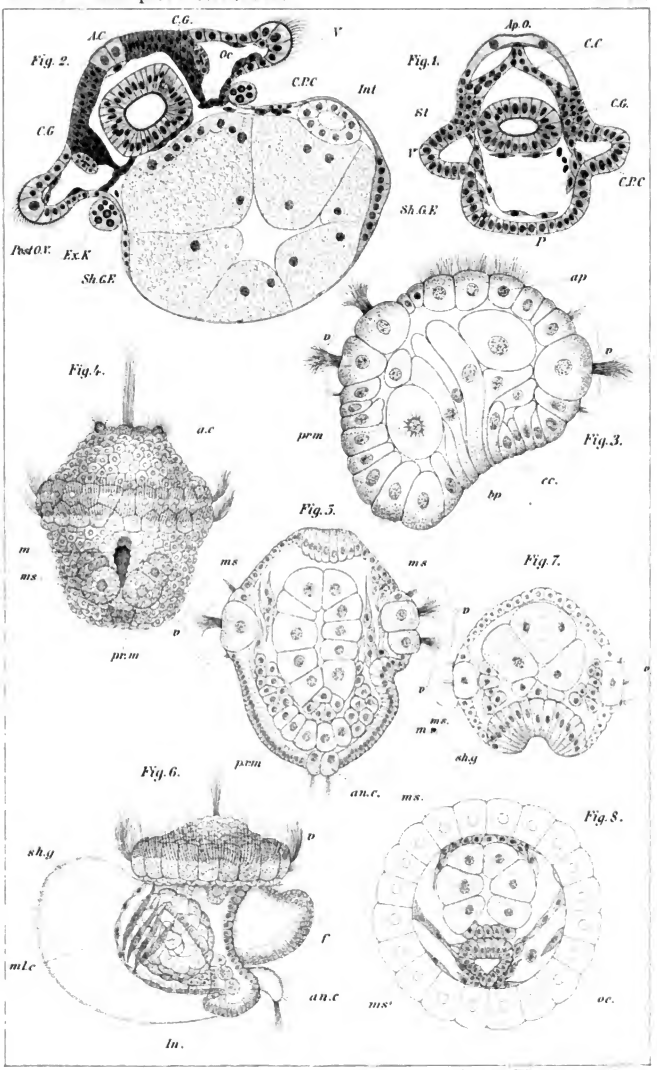
Bezeichnungen für Fig. 3—8:

anc Analzelle,	*ml.c* Schalenmuskelanlage,
ap Apicalplatte,	*ms* Mesoderm,
bp Blastoporus,	*oe* Oesophagus,
ec Ektoderm,	*pr.m* Urmesodermzelle,
f Fuss,	*r* Radulatasche,
In Darm,	*sh g* Schalendrüse,
m Mundöffnung,	*v* Velum.
m-c Mesodermstreifen,	

3. Dorsoventralschnitt durch einen 28 Stunden alten Embryo.
4. Embryo von 40 Stunden, von der Ventralseite gesehen; der Blastoporus ist im Begriff, sich abzurunden. Seine hintere Verlängerung deutet noch den Weg der Verschiebung an. Die Mesodermstreifen sind angelegt.
5. Schnitt durch einen Embryo von 65 Stunden. Die Mesodermstreifen lösen sich nach vorn zu auf.
6. Ein Embryo von 100 Stunden von rechts.
7. Schrägschnitt durch einen Embryo von 50 Stunden.
8. Querschnitt in der mittleren Zellreihe des Velums durch einen Embryo von 90 Stunden.

Fig. 1 und 2 nach Conklin. Fig. 3—8 nach Patten.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Erklärung von Tafel L.

Ontogenese von Trochus und Fissurella.

Digitized by Google

Digitized by Google

Erklärung von Tafel L.

Ontogenese von Trochus und Fissurella.

Digitized by Google

Fig.

1 und 2. Furchungsstadien einer *Trochus*-Art.

3—7. Aus der Ontogenese von *Trochus magus* und *Tr. conuloides*.

Bezeichnungen:

e Entoderm,	*p* Fuss,
m Mantel,	*t* Epipodialtaster,
o.s Seitenorgane,	*v* Velum.

3. Einstülpung der Blastomere, Gastrulation von *Tr. magus*.

4 und 5. Torsion der Larve von *Tr. conuloides*.

4. Die Larve, drei Viertel von links gesehen. Der Fuss wendet sich nach links, der Mantel behält seine anfängliche Lage in Bezug auf die Schale.

5. Dieselbe Larve, $3^1/_2$ Stunden später, drei Viertel von rechts gesehen. Das Velum ist schwach zweilappig. Am Fusse, der sich viel weiter gedreht hat, sieht man Deckel. Die Schale ist bereits endogastrisch.

6. Junger *Trochus conuloides*, von rechts.

7. Junger *Tr. magus*, von unten. Das erste Seitenorgan tritt nur rechts auf neben dem Augenstiel als Penisanlage.

8—12. Entwickelungsstadien von *Fissurella reticulata*.

Bezeichnungen:

a Fussanhang,	*o* Auge,
f Spalte der Schale,	*P* Fuss,
l Mantelloch,	*sp* Gewinde,
m Mantel,	*t* Kopftentakel,
md Mund,	*x* Fussanhang neben dem Deckel.

8. Larve von der Bauchseite.

9. Larve von oben. Der Uebergang der Larvenschale in die definitive Schale ist deutlich.

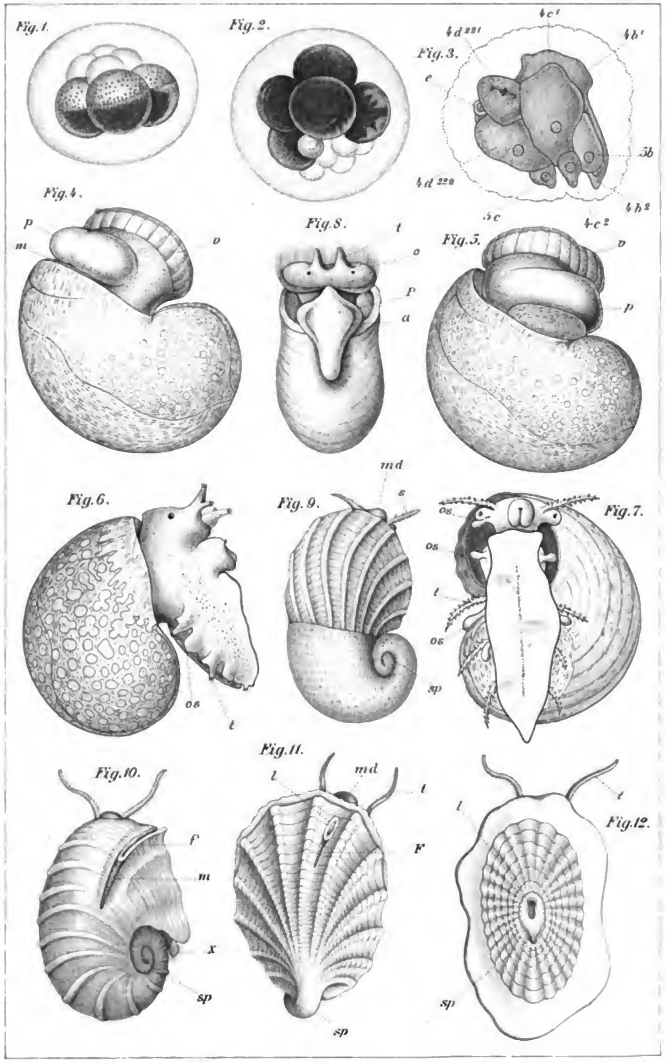
10. *Emarginula*-artige Larve von oben.

11. *Rimula*-artige Larve von oben.

12. Die Larve, welche annähernd die erwachsene Form erreicht hat. Der Mantelrand am Loch der Schale ist weggenommen, um die Beziehungen zur Spica deutlich zu machen.

Fig. 1 und 2 nach Salensky. Fig. 3—7 nach Robert. Fig. 8—12 nach Boutan.

Digitized by Google



Digitized by Google

Erklärung von Tafel LI.

Aus der Entwickelung von Paludina vivipara.

Digitized by Google

Gemeinsame Bezeichnungen:

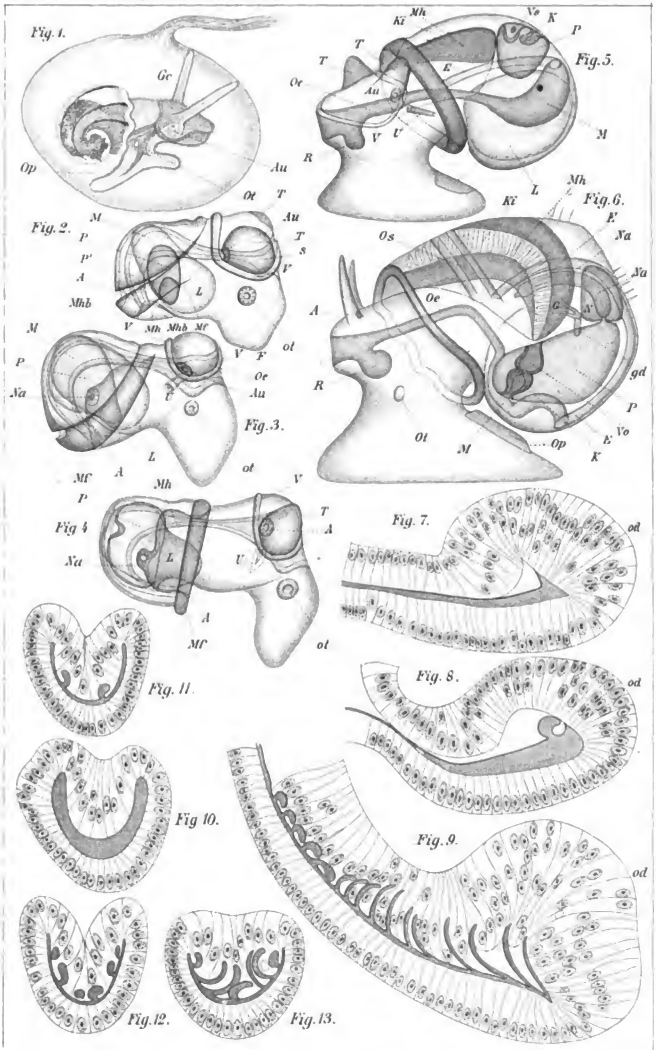
A After,
Au Augenanlage,
E Enddarm,
F Fuss,
G Geschlechtsgang,
Gc Cerebralganglion,
Gd Gonadenanlage,
Gp Pedalganglion,
H Herzanlage,
K Herzkammer,
Ki Kieme,
L Leber,
M Magen,
Mf Mantelfalte,
Mh Mantelhöhle,
Mhb Boden der Mantelhöhle,
N Niere,
Od Odontoblasten,
Oe Oesophagus,
Op Operculum,
Os Osphradium,
Ot Otocyste,
P Pericard,
R Radulatasche,
S Oesophagus,
Sch Schale,
Sf Schalenfalz,
T Tentakel,
U Urniere,
V Velum,
Vo Vorhof des Herzens.

Fig.

1. Reifer Embryo in der Eischale, die in einen gedrehten Stiel übergeht.
2—6. Verschiedene jüngere Stadien in immer zunehmendem Alter.
7—13. Bildung der Radula.
7. Längsschnitt durch die Radulascheide, in der erst die Basalmembran angelegt ist.
8. Ein gleicher, mit der ersten Anlage kurzer Zähnchen.
9. Ein gleicher, nachdem die definitiven Zähne angelegt sind.
10. Querschnitt durch die Radulascheide, die nur die Basalmembran enthält.
11. Ein gleicher, nach der ersten Anlage der vorläufigen Zähne.
12. Ein gleicher, mit 6 Reihen vorläufiger Zähne.
13. Ein gleicher, nach der Anlage der ersten definitiven Zähne.

Fig. 1 nach Leydig. Fig. 2—6 nach v. Erlanger. Fig. 7—13 nach Schnabel.

Digitized by Google



Lith. Anst. Julius Klinkhardt in Leipzig.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LII.

Aus der Ontogenese von Nassa, Vermetus, Heteropoden und einer unbekannten Form, deren Larve an Atlanta erinnert.

Digitized by Google

Fig.

1—10. Aus der Entwickelungsgeschichte von *Nassa mutabilis*.

Bezeichnungen:

af After,
br Kiemenanlage,
cn Röhrenförmige Einstülpung der Sohle (Fussdrüse),
dk Operculum,
dr Darm,
en Darmhöhle,
ex Urniere, Excretionszellen,
fs Fuss,
gk kleine Blastomere,
hl hintere Leberanlage,
hz Herz,
kk grosse Blastomere,
Kmh Kiemenhöhle,
lh Larvenherz,
md Mund,
mg Magen,
ms Mesoderm,
sch Schale,
sgr Mantelrand,
vl vordere Leberanlage.

1. Ei mit sich abschnürendem Dotterlappen.
2. In der ersten Furchung.
3. Der Dotterlappen verschmilzt mit dem einen Blastomer.
4. Vier Blastomere, von denen eins mit dem Dotterlappen verschmilzt.
5. Bildung des ersten Quartetts von Mikromeren.
6. Embryo mit der Anlage der Kiemenhöhle und des Larvenherzens.
7. Weiter ausgebildeter Embryo.
8. Schnitt durch das Stadium, in dem sich das Urmesoderm anlegt.
9. Schnitt durch das Stadium, in dem sich das Blastoderm eben geschlossen hat.
10. Schnitt durch den Embryo, der die Bildung des Stomodaemus zeigt.
11. Veliger von *Vermetus*, *br* Kiemen, *i* Darm, *o* Mund, *oc* Auge, *oe* Oesophagus, *P* Fuss, *T* Tentakel, *vl* Velum.

12—15. Aus der Entwickelung von *Firoloides Desmaresti*.

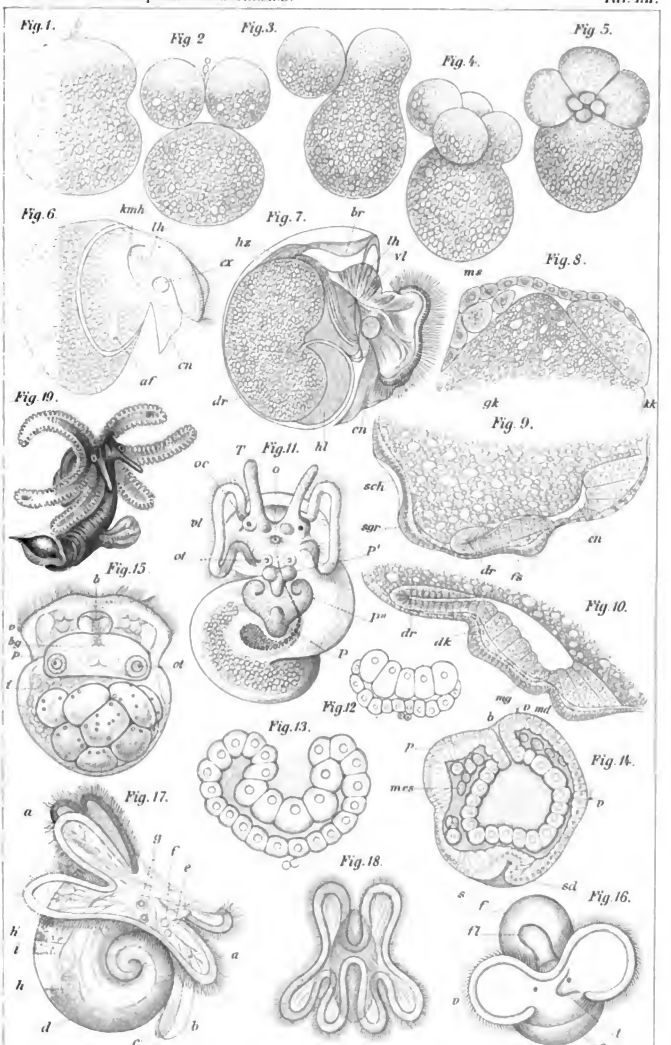
Bezeichnungen.

b Mund,
ec Ektoderm,
en Entoderm,
i Darm,
mes Mesoderm,
ot Otocyste,
p Fuss,
pg Fussdrüse,
s Schalenpfropf,
sd Schalendrüse,
x Richtungskörperchen,
v Velum.

12 und 13 Gastrulation.
14 Optischer Längsschnitt durch einen Embryo.
15. Embryo von der Bauchseite.
16. Larve von *Firoloides*. *f* Fuss, *fl* Flossenanlage, *s* Schale, *t* Tentakel, *v* Velum.
17, 18. *Atlanta*-Larve von der Seite und von vorn. *a* Segellappen, *b* Fuss, *c* Operculum, *d* Schale, *e* Tentakel, *f* Auge, *g* Otocyste, *h* Kammer, *h'* Vorkammer, *i* Nierenporus.
19. *Ethella*, eine Larve aus der Südsee, deren Zugehörigkeit nicht bekannt ist.

Fig. 1—10 nach Bobretzky. Fig. 11 nach Lacaze-Duthiers. Fig. 12—15 nach Fol. Fig. 16 nach Krohn. Fig. 17 und 18 nach Gegenbaur. Fig. 19 nach Macdonald.

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LIII.

Aus der Ontogenese von Neritina, Bythinia Fusus, Fasciolaria und Onchidiopsis.

Digitized by Google

Fig.

1 und 2. *Neritina fluviatilis.*

1. Furchungsstadium mit zwei Blastomeren. *k* Excretkörnchen.
2. Gastrula. *blp* Blastoporus, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *m* Mesoderm, *ud* Urdarm. Dazu zwei Makromere.

3 und 4. *Bythinia tentaculata.* Optische Querschnitte durch verschiedene alte Embryonen.

a After,
cg Cerebralganglion,
d Operculum,
e Enddarm,
f Fuss,
lh hintere Leber,
lv vordere Leber,
m Mund,
ma Magen,
mh Mantelhöhle,
mw Mantelwulst,
n Herzbeutelnierenanlage,
ni Niere,
oe Oesophagus,
p Pericard,
rd Radulatasche,
sch Schale,
schd Schalendrüse,
si Sinus,
t Tentakel,
v Velum,
x Einmündung des Oesophagus in den Magen.

5—9. Aus der Entwickelung von *Fusus.*

dr Darm,
f Fuss,
fg Fussganglion,
gb Otocyste,
kb Kopfblase,
kd Makromere,
la Leberanlage,
mg primitiver Magen,
mr Mantelrand,
oe Oesophagus,
om Oesophagus-Magengrenze,
sch Schale,
t verdickte vordere Wand des Oesophagus,
urn Urniere,
wp wimpernde Analzellen.

5. Totalansicht eines Embryos.
6. Längsschnitt durch ein etwas jüngeres Stadium.
7. Längsschnitt durch ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium.
8. Längsschnitt durch ein noch älteres Stadium.
9. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium.

10—12. *Fasciolaria.*

Br Kieme,
Ec Ektoderm,
En Entoderm,
F Fuss,
Ht
M Mesoderm,
Mn Mantel,
R
Sh Schale,
V Velum,
Y Nahrungsdotter.

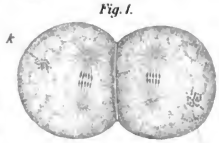
10. Embryo mit Kiemenanlage, von der Seite.
11. Derselbe, von vorn.
12. Derselbe, im Querschnitt.

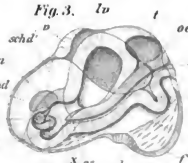
13—15. *Onchidiopsis groenlandica* Bergh.

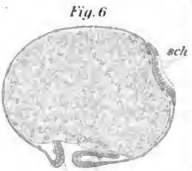
13. Larve, von unten.
14. Larve, von oben.
15. Schale derselben.

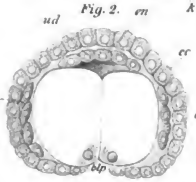
Fig. 1 und 2 nach Blochmann. Fig. 3 und 4 nach v. Erlanger. Fig. 5—9 nach Bobretzky. Fig. 10—12 nach Osborn. Fig. 13—15 nach Bergh.

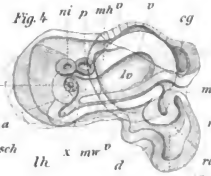
Digitized by Google

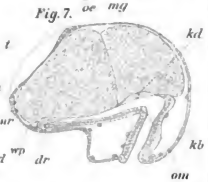


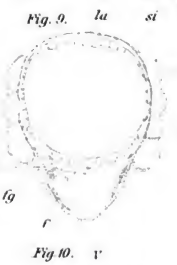


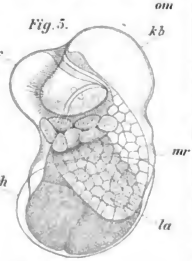


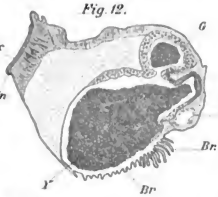


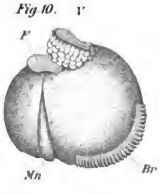


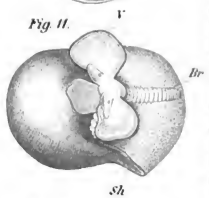


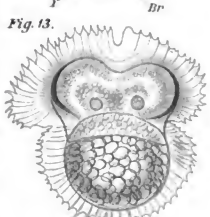


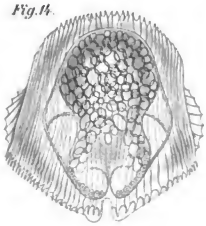












Digitized by Google

Ektoderm zu viel Athemareal entzieht, so dass der Gaswechsel sich auf die wenigen, vorragenden Theile beschränkt, die dann zum Ersatz ihre Pulsationen ausführen. Im Uebrigen wird, wie Hoffmann findet (s. u.), die innere Ausbildung durch den Dotter eher verlangsamt, da die Larve nicht gezwungen ist, ihre Gewebe in den unmittelbaren Dienst activen Nahrungserwerbes zu stellen. Von einer besonderen Metamorphose braucht desshalb kaum geredet zu werden.

Schalenstructur von *Cypraea*.

Lo Bianco giebt an, dass der Veliger von *Cypraea pyrum* eine Schale hat, an der feinste blaue Streifen vom Peristom zur Spitze hinauflaufen. Leider fehlen von der Form Abbildungen.

Wechsel der Färbung.

Bei derselben Schnecke machte Lo Bianco die Beobachtung, dass die Farbe mit der Entwickelung sich ändert. Anfangs und während der Furchung sieht das Ei gelb aus, weiterhin wird der Embryo weinroth. Wir wissen bis jetzt nicht, auf welchen chemischen Umsetzungen des Dotters derartiger Wechsel beruht.

Entwickelungshemmung als Ursache der Artbildung.

Die für die Melanien und Janthinen oben angegebenen Thatsachen, wonach die Eier bei kleinen und grossen Arten denselben Umfang haben und sich dafür durch die Anzahl unterscheiden, und wonach die Flossstacheln bei kleinen und grossen Janthinen gleich gross sind und auf gleich grosse histologische Elemente, d. h. gleich grosse Drüsenzellen, zurückgehen dürften, stehen in bestem Einklang mit Conklin's Angaben für *Crepidula*. Hier bleiben die in toten, von kleinen Einsiedlerkrebsen bewohnten Schneckenhäusern lebenden Individuen völlig zwerghaft, auch wenn sie mehrere Jahre alt sind. Dabei sind die histologischen Elemente ebensogross, wie bei den verhältnissmässigen Riesen, die frei hausen. Die Zwergformen bestehen also, auch wenn sie ausgewachsen und fortpflanzungsfähig sind, aus weit weniger, aber ebensogrossen Zellen, als ihre Verwandten, bez. Geschwister, von normaler Grösse. Es liegt nahe, den Gedanken weiter zu verfolgen und zu untersuchen, inwieweit kleine Species aus grossen Arten derselben Gattung hervorgegangen sind, gewissermassen in Folge von Hemmungsbildung unter ungünstigen äusseren Umständen. Wahrscheinlich beruht auch die Entstehung der Zwergmännchen (s. o.) auf solcher Entwickelungshemmung im Zusammenhange mit ursprünglicher Zwitterhaftigkeit und Proterandrie.

Für Janthinen kann man auf Folgendes aufmerksam machen:

1) Ihre postembryonale Entwickelung verläuft sehr verschieden in Bezug auf die Form der ersten Schale etc. (s. u.);

Digitized by Google

2) es sind eine Menge grosser und kleiner Arten beschrieben, jedesmal zu einem Schwarm vereinigt. Gleichwohl gelang es E. A. Smith nicht, nach dem Material im Britischen Museum mehr als vier, höchstens sechs Arten, kleine und grosse, mit Bestimmtheit zu unterscheiden;

3) die histologischen Elemente, so weit sie nach den Eiern und den Coconstacheln sich beurtheilen lassen, sind gleich gross.

Bedenkt man, dass die Janthinenschwärme als ächte Glieder der Planktonfauna passiv durch die Meeresströmungen bald unter den Aequator, bald an die Grenze des Warmwassergebietes versetzt werden, dann drängt sich die Vermuthung auf, dass die kleinen Arten zu streichen und lediglich auf Hemmungsbildungen zurückzuführen sind. Vorläufig scheint der Mangel an Beobachtungen hier der Betrachtung eine Grenze zu ziehen. Das Princip sollte aber künftig weiter beachtet werden.

Abnormitäten.

Sowohl bei Eiern und Kapseln, die nur einen Dotter enthalten, als bei solchen mit vielen Dottern finden sich Unregelmässigkeiten, die auf den allerverschiedensten Entwickelungsstufen eintreten können. Robert weist nach, dass sie bei *Trochus* mit der Wasserverderbniss des Aquariums zunehmen, dass sie in der Regel — allerdings auch immer im Aquarium — etwa ein Viertel aller Eier betreffen und schliesslich sämmtliche ergreifen können. Conklin zeigt ähnlich bei *Crepidula*, dass die Abnormitäten sich häufen, wenn man die Kapseln der mütterlichen Brutpflege entzieht. Allerdings fehlen sie auch unter normalen Verhältnissen nicht. Blochmann hat für *Neritina*, McMurrich für *Fulgur* Entsprechendes gefunden. Nach Robert betrifft die Abnormität oft die einzelnen Zellen; die Theilung wird unvollkommen, die Zelle erhält mehrere Kerne, es finden sich Zellen mit neun und mehr Attractionssphären, die in der verschiedensten Weise durch Kernspindeln verbunden sind. In anderen Fällen lösen sich Zellen aus dem Verbande des Embryos los und rotiren für sich, sofern sie bewimpert sind. Dem Embryo können die Makromeren fehlen, so dass er im Wesentlichen aus Velum und Fuss zu bestehen scheint und heftig rotirt. Die Makromeren können auseinandertreten und die Ektodermkappe zwischen sich einstülpen. Embryonen können partiell verschmelzen. Kurz eine grosse Menge von Modificationen ist beobachtet worden. Ausser den angegebenen Ursachen hat man noch an mehrere gedacht, ungenügende Versorgung mit Nahrungsdotter, ausbleibende Befruchtung. Näheres ist nicht bekannt: nur so viel steht fest, dass keine der Abnormitäten zur Reife gelangt.

Wichtiger ist, dass in vielen Fällen diese entgleisten Embryonen ihren Geschwistern zur Nahrung dienen können, indem sie geradezu aufgefressen werden. Unter den Scutibranchien scheint nur bei *Neritina* Derartiges nachgewiesen, dagegen scheint es unter den Monotocardien um so mehr zur Regel zu werden, je höher sie stehen; zum mindesten dürfte es bei den Rhachiglossen zur normalen Entwickelung gehören. Freilich

Digitized by Google

reichen die Beobachtungen längst nicht aus, um mit Sicherheit ein allgemeines Gesetz darauf zu gründen.

Nach der Auffassung, die ich oben von den Eizahlen in einem Cocon und von dem labilen Zustande, in dem sich die Eier befinden, zu begründen versuchte, dürfte man wohl nur für die Eier, die einzeln in einer Kapsel oder Schale liegen, wie bei *Paludina*, *Littorina*, *Trochus* etc., die volle Entwickelungsfähigkeit als Regel voraussetzen, während solche mit dem Wachsen der Eizahl im Cocon abnimmt, so dass schliesslich die Abnormität zur Regel und die volle Entwickelungsfähigkeit dem Numerus nach zur Ausnahme wird.

Eine bestimmte Beziehung der Abnormitäten hat P. Sarasin bei *Bythinia* gefunden (1590). Die von Mitte August bis in den September gelegten Eier geben keine normalen Embryonen mehr; entweder unterbleibt die Entwickelung ganz, oder es bildet sich zwischen Ekto- und Entoderm kein Mesoderm aus, bei sonst guter Entwickelung von Darm- und Leberanlage. Vielmehr entsteht an Stelle des Mesoderms ein weiter Flüssigkeitsraum, und der Embryo wird blasenförmig. Sarasin will die Ursache in einem Mangel an Nahrungsdotter finden, der ja bei dem letzten Laich erklärlich wäre. Näher liegt es wohl, nachdem W. Hoffmann das gewaltsame Eindringen des Deutoleciths in die Entodermzellen nachgewiesen hat (s. u.), an einen anderen Grund zu denken. Durch Semper wissen wir, dass mit sinkender Temperatur bei Schnecken zwar nicht Athmung und Bewegung aufgehoben werden, wohl aber die Assimilation. Es scheint also, dass das eindringende Eiweiss, da es von den Darmzellen in keiner Weise verarbeitet werden kann, im Uebermasse hindurchdringt und die primäre Leibeshöhle aufbläht.

Die Ernährung des Embryos.

Jüngst hat W. Hoffmann*) über die Ernährung der Embryonen von *Nassa* Untersuchungen bekannt gegeben, denen das Folgende entnommen wird.

Der Cocon enthält 5—25 Eier, selten weniger oder mehr. Der Cocon wird von einem Deckel verschlossen, der später aufgelöst wird, so dass die Veligerlarven ausschwärmen können. Ausser den Eiern umschliesst er eine eiweisshaltige Flüssigkeit. Die Embryonen schreiten merkwürdiger Weise in ihrer Entwickelung sehr ungleich voran, so gut wie bei *Buccinum undatum* einzelne Embryonen ihre Geschwister um das Fünffache an Grösse übertreffen können. Wenn nach der Auflösung des Deckels die Larven ausschwärmen, gehen die in der Entwickelung zurückgebliebenen zu Grunde, da das Eiweiss, das sie umschliesst, gerinnt. Wachsthumshemmungen treten auch noch unter den ausgeschwärmten Veligern ein,

*) R. Wolfg. Hoffmann, Ueber die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis* Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXII. 1902.

Digitized by Google

wo manche doppelt so gross werden wie die anderen und dabei ihre Schale so gut nach Dicke und Sculptur, als ihre inneren Organe weiter ausgebildet haben, was sich namentlich am Darmcanal verfolgen lässt; er erscheint mächtig entwickelt, während seine Gliederung bei den kleinen kaum angedeutet ist. Solche Unterschiede treten selbst in filtrirtem Seewasser ein, wo die Thiere allein auf die innere Ernährung angewiesen sind. Da zeigt sich die auffallende Thatsache, dass die zurückbleibenden den grösseren Dottervorrath besitzen. Treibt nicht Dotterarmuth, d. h. der Zwang, möglichst bald sich auf eigene Füsse zu stellen, zur schnelleren inneren Differenzirung?

Die Ernährung während der Entwickelung lässt drei Epochen unterscheiden. Während der ersten, die bis zum Durchbruch des Stomodäums dauert, liefert der Dotter das Hauptmaterial. Ob auch Eiweiss aufgenommen wird, wie bei der dotterärmeren *Crepidula*, bleibt fraglich. Während der zweiten Epoche, vom Durchbruch des Stomodäums bis zum Ausschwärmen des Veligers, tritt der Dotter, dessen Kern jetzt degenerirt, in den Hintergrund. Dagegen wird, besonders stark zu Anfang, vom Darm Eiweiss aufgenommen, unter so hohem Druck, dass es alle Gewebe durchtränkt und dehnt, dass es die Kerne der Entodermzellen, die vorher unmittelbar dem Darmlumen zugekehrt waren, zurückdrängt bis zur Zellmitte und darüber hinaus, und dass es selbst in den Dotter eindringt. In der dritten Epoche, nach dem Ausschwärmen, wird die Ernährung theils vom Dotter, theils von aufgenommener Nahrung geleistet.

Das Eiweiss im Cocon ist anfangs zähflüssig, ganz schwach gelblich, später wird es dünnflüssiger und leichter löslich im Wasser, schliesslich ist es durch Stoffwechselproducte verunreinigt.

Hoffmann geht nun näher auf die Kernverhältnisse ein. Kern und Cytoplasma sind specifisch leichter als der Dotter. Daher liegt der animale Pol zunächst oben und strebt auch immer nach dieser Stelle, wenn man den Cocon auf einer Glasplatte in abnorme Lagen bringt. Nachher aber tritt eine Verlagerung des Schwerpunktes ein; der Embryo kippt im Cocon gewissermassen um, der animale Pol kommt nach unten zu liegen. Da steigt denn in den vier Makromeren, deren hinteres, *D*, wie bei der verwandten *Ilyanassa* bei weitem das grösste ist und speciell als Dottersack fungirt, das leichtere Cytoplasma, immer an der Aussenseite der Zelle, nach der ventralen Seite empor, wobei der Kern als leichtester Körper immer vorauseilt, also innerhalb des Cytoplasmas am meisten ventral liegt.

Das hintere Makromer *D* tritt nun in eigenartige Beziehungen zum Darmcanal. Es bleibt durchaus ungetheilt, während die drei kleineren sich weiter theilen, um die ventrale und seitliche Wand des Mitteldarms zu bilden. Längere Zeit lassen sie jedoch ventral eine Lücke, in die sich ein Plasmafortsatz von *D* hineinschiebt. Der Kern von *D* erscheint immer riesiger gegenüber den anderen. Am schnellsten scheint das vordere Makromer *B* sich zu zerklüften, die seitlichen *A* und *C* behalten

Digitized by Google

ihren Makromerencharakter noch etwas länger bei; sie liegen symmetrisch am Vorderende des Embryos. Am stärksten aber scheinen die drei kleineren Makromere ihre Eigenart einzubüssen dadurch, dass sie ihren Dottertheil abgeben und mit dem Dottersack *D* verschmelzen lassen.

Noch nach dem Schluss des Blastoporus bildet der von den Makromerenabkömmlingen gebildete Darm eine offene Rinne. Nur am distalen Ende wird es bald anders. Hier nämlich entsteht bald ein geschlossener Darmabschnitt durch die „Enteroblasten" Conklin's, deren Elemente viel kleiner erscheinen, als die übrigen Darmzellen. Sie bilden zunächst eine Platte, die sich dann an den Rändern umschlägt, um sich mit diesen Zipfeln dem Dottersack anzuschmiegen; es entsteht ein flach gedrücktes Rohr, dessen dorsale Wand zum grössten Theile von der Dottersackzelle eingenommen wird. Diese unmittelbare Betheiligung des Dottersacks, der nie ganz umwachsen wird, am Aufbau des Darms bleibt noch bestehen, bis der Veliger längst ausgeschwärmt und das Stomodäum durchbrochen ist. Wahrscheinlich secerniren die Darmzellen einen Stoff, der auf den Dotter einwirkt und ihn leichter resorbirbar macht, — vielleicht der Beginn der definitiven Verdauung.

Die vorhin erwähnte Umlagerung der Zellkerne und des Cytoplasmas, in Folge der Schwerkraft, hat den Vortheil, dass der Kern immer an der Stelle liegt, wo sich weitere Darmzellen abschnüren sollen. Nachher hört das mechanische Princip auf, denn die Kerne liegen sämmtlich dem Darmlumen zugekehrt, auch der Riesenkern des grossen Makromers *D*, also in ganz verschiedenem Verhältniss zur Orientirung des Embryos. Hier handelt es sich um irgendwelche Taxis. Die Zelle *D* füllt den Darm an der Ventralseite aus und schiebt ihren zipfelförmigen Fortsatz vor, so dass von einem Darmlumen erst nach dem Durchbruch des Stomodäums in Folge des einströmenden Eiweisses die Rede ist, so gut wie in dem „Dünndarm". Der Protoplasmazipfel hat eben den Entodermzellen, die ihren Dottergehalt abgegeben oder verbraucht haben und hyalin geworden sind, Nahrung zu liefern, und zwar nicht mehr in der Gestalt unveränderten, sondern bereits aufgearbeiteten und daher besonders leicht zu assimilirenden Dotters.

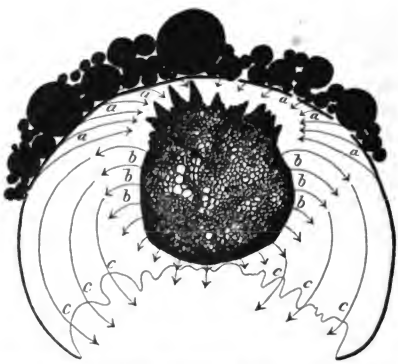
Die Verarbeitung des Nahrungsdotters zu einem für die Zellsubstanz assimilirbaren Körper geschieht durch Vermittelung des Kerns. Dieser nimmt den Dotter in gelöstem und bei besonders regem Stoffwechsel vielleicht selbst in geformtem Zustande in sich auf und verarbeitet ihn in sich zu einem anderen Stoffe, den er in das Cytoplasma abgiebt (Fig. 165). Für die Aufnahme kommt die Anziehung, die ein aus dem Nucleolus ausgeschiedenes Secret auf den Dotter ausübt, in Betracht. Im Gegensatz zu den Ektodermzellen, in denen man drei oder vier Kernkörperchen wahrnimmt, hat der Kern der Dottersackzelle *D* nur einen, aber einen riesigen Nucleolus. Dieser scheint anfangs flüssig zu sein, dann jedoch fest zu werden, mit einer anfangs feinen, später immer gröber werdenden und schliesslich zu seiner Auflösung führenden alveolären Struc-

Digitized by Google

tur. Sie soll einen Entmischungsvorgang bedeuten, wobei der Inhalt der Alveolen, das Secret, nach dem Dotter zu austritt, unter Ausfransung des Kernkörperconturs an dieser Seite. Das Secret wirkt lösend auf die Kernmembran, und man erkennt oft seine Wirkung auf den Dotter in Strähnen, die in die Dottermasse hineinführen; in ihnen sind die Dotterkörner oder Schollen weit kleiner als sonst, sie erscheinen bisweilen wie einfaches Cytoplasma.

Das im Kern in äusserster Feinheit vertheilte Chromatin besorgt dann die Verarbeitung des in den Kern aufgenommenen Dotters zu einem für die lebende Substanz assimilirbaren Körper. Auch das vom Nucleolus gelieferte Secret mag bei diesem Umsetzungsvorgang activ betheiligt sein. Der umgewandelte Dotter tritt auf der anderen, ventralen Seite aus dem Kerne wieder aus. Hier schwindet die Kernmembran noch viel stärker, und die Kernsubstanz zeigt, wie an seiner dorsalen Seite der Nucleolus, pseudopodienartige Fortsätze, die indess nicht auf activer Bewegung des Karyoplasmas beruhen. Der Grund, warum diese Stoffe sich gerade dahin begeben, liegt in der Thatsache, dass sich hier die dichteste und umfangreichste Cytoplasmamasse befindet, zu der die assimilirbare Substanz die grösste Affinität hat. Gleichzeitig kommt aber die Lage der Kerne der übrigen Entodermzellen in Betracht, die, wiewohl noch kein Darmlumen vorhanden ist, doch bereits der Grenze, die sich nacher zum Lumen erweitert, zugekehrt sind. Später, wenn das Lumen existirt und Eiweiss oder Nahrung eintritt, mag die Lage mit deren Aufnahme zusammenhängen. Vorher aber können wohl nur die von der grossen Dotterzelle gelieferten und von den Entodermzellen aufzunehmenden Substanzen die Lage ihrer Kerne bedingen.

Fig. 165.



Der Kern des grossen Macromers oder der Dottersackzelle. Der Nucleolus und die Dotterkugeln sind dunkel gefärbt. *a* die Stellen, wo Dotter nach dem Nucleolus hingezogen wird. *b* die Austrittsstellen des umgewandelten Dotters aus dem Nucleolus in den Nucleus. *c* die Stellen, wo die weiter umgewandelten Dottersubstanzen in das Cytoplasma übertreten. (Frei nach W. Hoffmann.)

Der grossen Dotterzelle würde demnach die Bedeutung eines Embryonalorgans zufallen, dem (neben anderen) die Function obliegt, gewisse zum Aufbau der Mesenchymzellen nöthige Stoffe zu produciren. Dadurch würde sich auch das erwähnte, von Crampton ausgeführte Experiment er-

Digitized by Google

klären, wonach bei *Ilyanassa* nach Amputation des Dotterlappens die Ausbildung des Mesoderms unterbleibt.

Nachdem der Darm sein Lumen erhalten hat, schwindet allmählich der Kern des grossen Makromers. Die Vacuolisirung des Nucleolus schreitet immer weiter und bedingt dessen Auflösung; das Chromatin des Kerns wird immer feiner, bis es eine homogene Masse bildet.

Muthmassliche Ursache der Differenzierung von Ekto- und Entoderm.

Es muss auffallen, dass die ersten vier Furchungskugeln regelmässig am animalen Pole drei Quartette von Mikromeren abgeben, die das Ektoderm bilden, und dass dann die weitere Sprossung am entgegengesetzten, vegetativen Pole eintritt, um das Entoderm zu schaffen; noch auffälliger ist vielleicht die Harmonie, die in dieser Hinsicht zwischen den Prosobranchien auf der einen Seite und den Anneliden und verwandten auf der anderen statthat. Die vorstehenden Ausführungen von Hofmann scheinen zu zeigen, dass das Cytoplasma mit dem Eikern oder Keimbläschen leichter ist als der Dotter und daher oben schwimmt, daher hier die Abschnürung der Mikromeren beginnt. Nachher aber findet eine Verschiebung des Schwerpunktes statt, welche das Ei umkippen lässt. Darauf wandert, wiederum lediglich in Folge der verschiedenen Schwere, das Cytoplasma nebst dem Kern in den Makromeren oder dem Basalquartett nach dem entgegengesetzten, oberen, nunmehr vegetativen Pole; die weitere Sprossung wird an diese Seite verlegt und führt zum Entoderm.

Worin kann die Schwerpunktsverlegung, welche die Umkehr bewirkt, liegen? Vermuthlich in der Ausbildung der Mesodermanlage, d. h. in der beginnenden Bilateralität, wobei zu bedenken ist, dass die erste grosse Mesodermzelle dotterarm, also relativ leicht ist und somit eine wesentliche Verschiebung bedingen kann.

Man könnte einwerfen, dass das Ei von *Nassa* als eines der dotterreichsten nicht wohl zur Begründung einer so weittragenden, entwickelungsmechanischen Theorie tauglich sei. Da kommen aber die Abbildungen, die Salensky nach dem Leben von *Trochus* giebt, zu Hilfe. (L. 1. 2). Hier schwimmt der Embryo, solange er aus vier Makro- und vier Mikromeren besteht, mit dem animalen Pol im Ei nach oben; auf wenig fortgeschrittener Stufe aber, die eben der Abschnürung des Mesoderms zu entsprechen scheint, hat sich das Verhältniss umgekehrt (1587). *Trochus* und *Nassa* bilden aber in Bezug auf ihre systematische Stellung so ungefähr die Extreme innerhalb ihrer Ordnung.

Demgemäss stehe ich nicht an, die Uebereinstimmung zwischen Gastropoden und Anneliden in der Furchung auf dieses einfache, rein mechanische Princip zurückzuführen. Der animale Pol ist nach oben gerichtet, solange das Ei noch regelmässig strahlig erscheint; während dieser Periode sprossen die drei Quartette von Mikromeren hervor. Mit

Digitized by Google

der in der Mesodermanlage einsetzenden Bilateralität kippt das Ei um, und das Entoderm wird abgeschnürt.

Damit soll natürlich in keiner Weise gesagt werden, dass auch auf höherer Stufe der Organisation nach stärkerer Festigung die Furchungsfolge noch an dieselben mechanischen Ursachen gebunden sein müsste.

Muthmasslicher Verlust von Theilen des larvalen Ektoderms.

Es wurde oben wiederholt angedeutet, dass wahrscheinlich manche Theile des Larvenepithels nicht mit in das fertige Thier übernommen, sondern abgeworfen werden. Dahin dürften gehören: das Velum, die Kopfplatte, d. h. die grossen Zellen vor und hinter dem Apicalorgan, die grossen Subvelarzellen mancher Formen, die Urnieren und die Fussplatte, soweit solche als Reihen medianer Wimperzellen angelegt ist.

Nachtrag.

Robert*) hat inzwischen das Mesoderm von *Trochus* noch etwas weiter verfolgt, dessen einzelne Stufen plastisch nachgebildet und an einer Reihe von Photogrammen dargestellt und erläutert.

*) A. Robert: Le Mésoderme du Troque. Mém. de la soc. zool. de France XVII. 1904. S. 42—53. 2 T.

Digitized by Google

C. Verbreitung.

Ich trenne die recenten von den fossilen, doch ohne die Bezugnahme auf die Versteinerungen, namentlich so weit sie zu lebenden in engem Verhältniss stehen, bei diesen ängstlich zu vermeiden.

1. Verbreitung im Raum.*)

Die geographische Verbreitung der Prosobranchien macht deshalb gerade jetzt Schwierigkeiten, weil eine Reihe neuer Gesichtspunkte aufgetaucht ist, nach denen ein rationelles Verständniss zu gewinnen Aussicht vorhanden ist. In erste Linie stelle ich die Pendulationstheorie, auf die ich nachher zurückkommen muss. Sodann hat man eine Neueintheilung der marinen Faunen angestrebt, namentlich Ortmann, ohne dabei die Gastropoden bereits genügend zu berücksichtigen. In anderer Hinsicht hat man die Frage aufgeworfen über den Zusammenhang zwischen der Nord- und der Südpolarfauna, wobei das endgültige Resultat erst von der völligen Durcharbeitung der verschiedenen in den letzten Jahren unternommenen Südpolexpeditionen zu erhoffen ist, die noch zum guten Theil aussteht. Von einzelnen Problemen, z. B. dem des Tanganyika oder des Zusammenhangs der südlichen Continente mit der Antarctis hängt im Speciellen noch vieles ab.

Weit bedenklicher aber ist der noch immer, trotz vieler Fortschritte, ungenügende Zustand der Systematik, wobei die in diesem Werke vertretene Anschauung, dass die Gastropoden vom Lande aus ihren Ursprung genommen haben müssen, um so schwerer in die Wagschale fällt, als die anatomische Kenntniss der überreichen terrestrischen Vertreter, die man früher als Neurobranchien oder Pneumatopomen zusammenfasste, besonders im Argen liegt. Dazu kommt die Schwierigkeit, den Zusammenhang zwischen den recenten Prosobranchien und ihren fossilen Gehäusen festzustellen; sie wird am besten gekennzeichnet durch die Ergebnisse vieler moderner, oft bloss auf die Prüfung der Radula gerichteter Untersuchungen, welche manchen Formen eine ganz andere Stellung

*) Bei der Unmöglichkeit, im Rahmen dieses Werkes die einzelnen faunistischen Arbeiten sämmtlich zu berücksichtigen, bei dem Zwange, mich auf die neueren zu beschränken, weise ich hier nur auf die Litteraturnummern 266—841 und 1596—1606 hin. Von den neueren Erscheinungen sind die besonders benutzten im Text citirt. Zum Schluss des Abschnittes folgt dann eine Liste der ausserdem hinzugekommenen Arbeiten.

Digitized by Google

im System anweist, als man ihnen bisher nach den Schalen gegeben hatte. Am unangenehmsten macht sich vielleicht ein Circulus vitiosus geltend, der in der Systematik zwischen Morphologie und geographischer Verbreitung sich vollzieht. Der Geograph erhofft vom Anatomen Aufschluss, inwieweit anscheinend zusammengehörige Formen, die ein discontinuirliches Areal bewohnen, wirklich miteinander übereinstimmen. Der Systematiker aber, welcher der zunächst oft allein bekannten morphologischen Aehnlichkeit der Schalen misstraut, giebt den Sectionen verschiedene Gruppen-, Genus- oder Subgenusnamen, deshalb, weil sie geographisch getrennt sind.

Ein anderes Hemmniss liegt in der verschiedenen Begrenzung der Zonen in verticaler Richtung, nach der Tiefe der Oceane zu. Sie ist vielleicht weniger eingreifend als der Wechsel in den Verbreitungsmitteln. Wir wissen zwar, dass viele Meeresschnecken eupelagische Larven haben, die weite Wanderungen machen können: aber wir sind nur in wenigen Fällen unterrichtet über den Zusammenhang der verschiedenen derartigen Larven mit den erwachsenen, wie über Dauer und Ausschlag der Wanderungen.

Bei der Eintheilung der Gastropoden und namentlich der Prosobranchien nach geographischen Gesichtspunkten stossen wir ferner auf die Schwierigkeit der Abgrenzung nach einem anscheinend so groben Gesichtspunkte, wie der Unterscheidung zwischen Wasser und Land, bzw. zwischen marinen Formen und Binnenschnecken. Man hat die Oceane selbstverständlich ganz anders gegliedert als die Continente. Wenn schon für das Festland immer schärfer die Thatsache heraustritt, dass die grundlegende Classification von Wallace etwa nur provisorischen Werth besitzt und an allen Ecken und Enden der Modification bedarf, dass sie namentlich über einige Klassen von Landthieren, besonders Säugern und Vögeln, hinaus keine Geltung hat, dass sie für jede Gruppe von Evertebraten anders genommen werden muss, so fehlen für die marinen Thiere irgendwelche geographische Gruppirungen, die sich allgemeiner Anerkennung erfreuen könnten, fast ganz. Man kommt über einzelne locale Grenzen zwischen benachbarten Gebieten, von der allgemeinen Zoneneintheilung abgesehen, kaum hinaus.

Das alles aber will nicht viel besagen, wenn wir finden, und zwar bei genauerem Zusehen immer schärfer wahrnehmen, dass gerade für die Vorderkiemer die Grenzen zwischen Wasser und Land vollkommen verfliessen. Gerade in dieser Hinsicht ist bisher nur wenig Erspriessliches geleistet. Man hat sich damit begnügt, die groben und grösseren Formen, die sich in jedem Gebiete dem Sammler aufdrängen, zu sichten und auf ihnen die geographische Gliederung aufzubauen. Aber da zeigt sich bei einiger Aufmerksamkeit, dass kleine, unscheinbare Formen viel wichtiger sind, weil sie überall Uebergänge aufdecken. Die Betrachtung der grossen, ausgeprägten Charakterthiere zeigt uns nur, welche Gattungen oder Familien sich an bestimmter Stelle heimisch gemacht haben, indem sie

Digitized by Google

dort günstige Bedingungen für ihr Gedeihen fanden. Sie lehrt uns gar nichts über Herkunft und Ursprung. Wie überall, erlaubt ein schwankendes Uebergangsgebiet mit wechselnden Lebensbedingungen kein üppiges Auswachsen, wofür zunächst das Brackwasser die schärfsten Belege bietet. Genau so aber jene Uebergänge zwischen Küste und Land, zwischen Meer und Fluss, zwischen Süsswasser und Land. Für den letzten Uebergang giebt es wohl nur eine charakteristisch vorgebildete ansehnliche Gestalt, die der Ampullarien. Alle übrigen Uebergangsformen sind unscheinbar und daher meist am wenigsten beachtet. Und doch liegt in ihnen der Schlüssel für das Verständniss. Denn die übliche Eintheilung nach Provinzen zeigt uns im besten Falle, welche Thiere gerade in der Gegenwart sich mit den verschiedenen Lebensbezirken am vollkommensten abgefunden haben.

Das wird aber modernen Anforderungen schwerlich genügen können. Wir wollen wissen, warum das bunte Durcheinander jeder Lebensgemeinschaft so ausfallen musste, wie es ist, und nicht anders. Wir wollen die Genesis kennen lernen. Kobelt hat in neuerer Zeit darauf hingewiesen, dass wir zum Verständniss nur gelangen können unter Hinzunahme der fossilen Formen. Für die Landschnecken stiess sein Bestreben hier und da auf Verwunderung, weil er die Behauptung aufstellen musste, dass ihr geologisches Alter weit bedeutender ist, als man zumeist annahm nach den Urkunden der Paläontologie. Dieses Bedenken fällt hier fast ohne weiteres weg. Die Aussicht der Landthiere, im versteinerten Zustande erhalten zu werden, ist ja minimal gegenüber den marinen, und so sind wir bei diesen einigermassen besser gestellt. Nur muss ich bekennen, dass ich es für eine beinahe die Kräfte des Einzelnen übersteigende Aufgabe halte, die ganze paläontologische Litteratur nicht nur durchzuarbeiten, zu excerpiren und für unsere Zwecke zu gruppiren, sondern auch kritisch zu sichten, was wohl nur im Laufe langer Jahre an der Hand eines umfangreichen Museums möglich wäre. Fischer hat in diesem Sinne vieles geleistet, und ich halte mich in erster Linie an die Aufstellungen, die er im systematischen Theile seines Manuel giebt (— im geographischen kümmert er sich nicht darum). Aehnlich haben die Amerikaner gearbeitet. Da es den Autoren zunächst aber darauf ankam, die Formen lediglich in ihrem Auftreten rückwärts in der Zeit zu verfolgen, so haben sie vielfach die genauen Zusammenstellungen, wo die Vorläufer auftraten, unterlassen, und eben das wäre von höchster Wichtigkeit, könnte aber erst dann einen durchgreifenden Ausschlag geben, wenn es bis ins Einzelnste durchgeführt würde. Diese Arbeit nachzuholen, würde nach jeder Richtung weit über den Umfang dieses Werkes hinausgehen.*)

So bleibt nichts übrig, als das, was etwa auf unserem Gebiete schon geleistet worden ist, zu compiliren und dann nach Möglichkeit neue Ge-

*) Was von fossilen Formen im Nachstehenden mit hineingezogen wird, hat mit deren fortlaufender Darstellung zunächst nichts zu thun (s. u. Verbreitung in der Zeit).

Digitized by Google

sichtspunkte aufzustellen und zu begründen. Erschöpfende Darstellung ist auf keine Weise möglich.

I. Die marinen Vorderkiemer.

Die allgemeinste Eintheilung der Meeresfauna, wie sie in neuerer Zeit etwa von Ortmann*) vorgenommen worden ist, unterscheidet drei grosse Lebensbezirke, auf deren Grenzen wir nachher einzugehen haben, den littoralen, abyssalen und pelagischen. Da sich im abyssalen im allgemeinen ein grosses Gleichmass herausgestellt hat, so erscheint es verfrüht, bei ihm weitere Gliederung vorzunehmen. Bei den beiden anderen ist das leichter angängig. Und so können wir etwa folgende Gruppirung gelten lassen (s. Karte I, S. 729):

I. Littoraler Lebensbezirk.

1) Arctisches Gebiet.
   a. Arctisch-circumpolares Untergebiet.
   b. Atlantisch-boreales Untergebiet.
   c. Pacifisch-boreales Untergebiet.
2) Indopacifisches Gebiet.
3) Westamerikanisches Gebiet.
4) Ostamerikanisches Gebiet.
5) Westafrikanisches Gebiet.
6) Antarctisches Gebiet.

II. Abyssaler Lebensbezirk.

III. Pelagischer Lebensbezirk.

1) Arctisches Gebiet.
   a. Arctisch-circumpolares Untergebiet.
   b. Atlantisch-boreales Untergebiet.
   c. Pacifisch-boreales Untergebiet.
2) Indopacifisches Gebiet.
3) Atlantisches Gebiet.
4) Antarctisches Gebiet.
   a. Notales Untergebiet.
   b. Antarctisches Untergebiet.

Diese Eintheilung entspricht ohne weiteres der jetzigen Configuration des Globus. Am Nord- und Südpol werden die Verhältnisse sehr gleichartig; von der Fauna des Südpoles wissen wir noch zu wenig, als dass an eine schärfere Beurtheilung zu denken wäre. Sowohl im littoralen wie im pelagischen Lebensbezirk lassen wir jederseits nur eine einheitliche Polarfauna gelten. Anders wird die Sache, sobald wir etwas niedere

*) Ortmann, Grundzüge der marinen Thiergeographie. Jena 1896.
Vergl. auch die Abänderungen der Karte, welche A. Jacobi nach Schott's Angabe vorgenommen hat. Thiergeographie in Sammlung Goeschen. Leipzig 1904.

Digitized by Google

Breiten aufsuchen; hier macht sich gleich der Einfluss der Landvertheilung geltend. Auf der südlichen Erdhälfte, wo die Spitzen der Continente wenig gegen den Pol vordringen, lassen wir bei der pelagischen Fauna ein einheitlich notales Untergebiet, auf der nördlichen erhalten wir die schärfere Trennung nach den Oceanen, also ein atlantisch- und ein pacifisch-boreales Untergebiet, wenn auch gerade diese Erdräume für die Vorderkiemer beinahe gar nicht in Frage kommen. Die Littoralfauna trennt sich weit stärker nach der Küste der Continente. Europa kommt dabei nicht in Frage, weil in dieser Breite noch die Beziehungen zu dem im Norden näher gerückten Amerika engere sind, also diese Küsten, wie gesagt, im arctischen borealen Untergebiet vereinigt werden; dasselbe gilt auf der pacifischen Seite. Schärfer wird die Trennung erst weiter südlich; und da zeigt sich bald ein Unterschied. Der Pacific bewirkt eine so weitgehende Trennung, dass die Westküste Amerikas ein besonderes Gebiet ausmacht. Dasselbe gilt vom Atlantic, wenigstens bedingt das reichere Leben der wärmeren Meerestheile so viel Differenzirung, dass die atlantischen Küsten zwei gesonderte Gebiete bilden, das ostamerikanische und das westafrikanische. Ganz anders wird die Sache auf der Ostseite von Afrika. Hier macht sich keine scharfe Scheidewand mehr bemerkbar bis in den Pacific mit seiner Inselwelt hinein. Das indisch-pacifische Gebiet bis zu den Philippinen und dem chinesischen Meer auf der nördlichen, bis Australien und Neuseeland auf der südlichen Hemisphäre ist in der That in Bezug auf die Vorderkiemer ein grosser einheitlicher Bezirk, der eine hohe Zahl gemeinsamer Charakterformen beherbergt. Man kann auch dieses Gebiet in Bezug auf die pelagische Fauna in gewisser Weise als einheitlich gelten lassen, wie im Schema geschieht. Doch ist sie mehr durch eupelagische Larven gekennzeichnet als durch erwachsene Thiere. Für diese könnte man wohl alle wärmeren Meere als einheitliche Provinz zusammenfassen; wenigstens würden die Charakterthiere des Indopacific sich auf eine geringe Zahl beschränken, während der Atlantic in diesen Breiten vielleicht überhaupt keine enthält. Da aber die kälteren Meerestheile pelagische Prosobranchien überhaupt kaum beherbergen, weder im jugendlichen, noch im erwachsenen Zustande, so würde man sich für unsere Ordnung wohl mit einem einzigen pelagischen circumäquatorialen Lebensbezirk begnügen können.

Im Uebrigen lohnt es sich kaum, die Ortmann'sche Eintheilung weiter auf die Gastropoden anzuwenden. Es wird sich vielmehr zeigen, dass an ausserordentlich vielen Punkten nicht nur im Einzelnen, sondern selbst in den Hauptzügen die stärksten Abweichungen und Gegensätzlichkeiten eintreten. Die Schnecken folgen bei ihrer Bodenstetigkeit nicht ohne weiteres den groben physikalischen Aenderungen unseres Erdballs, wodurch sie für den Zusammenhang zwischen Vergangenheit und Gegenwart erst recht wichtig werden. Und ich habe die Karte namentlich in der Absicht mit aufgenommen, um die Abweichungen hervortreten zu lassen. Vorläufig lasse ich diese Eintheilung beiseite und

Digitized by Google

wende mich dem zu, was für die Prosobranchien im Speciellen festgestellt ist.

a. Horizontale Verbreitung an den Küsten.

Für die Vertheilung der Vorderkiemer im Grossen und Ganzen scheint nichts weiter von den jetzt auf der Erde wirksamen Factoren in Frage zu kommen, als die Wärme. Strömungen dürften bloss für vereinzelte Formen eine Abweichung bedingen. Wechsel des Salzgehaltes, des Untergrundes, der Bodenbedeckung mit Pflanzen oder Thierstöcken, vorwiegend Korallen, der Gezeiten und derartiges schafft naturgemäss Verschiedenheiten der Facies, die erst in zweiter Linie zu würdigen sind.

Mehr von historischem Interesse für die nähere Zerlegung ist die Eintheilung, die Keferstein (in der ersten Auflage dieses Werkes) gab, wenn sie auch in vieler Hinsicht wegen der umsichtigen Beachtung der verschiedenen Einflüsse und Bedingungen grundlegend für alle späteren Versuche geworden ist und zum Theil noch jetzt Geltung hat. Keferstein hat folgende Gliederung vorgenommen:

1) Arctisches Reich.

2) Europaeoafrikanisches Reich.
   Atlantoboreale Provinz.
   Lusitanische Provinz mit dem Mittelmeer.
   Westafrikanische Provinz, unter Ausschluss von Südafrika.

3) Ostamerikanisches Reich, von Neufundland bis zur Südspitze.
   Pennsylvanische Provinz, von Cap Cod bis Florida.
   Caraibische Provinz, von Florida bis Südbrasilien.

Die Azoren bilden eine Vermittelung zwischen dieser und der lusitanischen Provinz.

   La Plata-Provinz.

4) Westamerikanisches Reich, von Alaska bis zur Südspitze.
   Pacificoboreale Provinz, auf der amerikanischen und asiatischen Seite etwa bis 45° n. Br., nördlich von den Aleuten begrenzt.
   Californische Provinz, von Oregon an ganz Californien umfassend.
   Panama-Provinz, rein tropisch bis zum Cap Parina unter 5° s. Br.

Die Galapagos gehören dazu. Südlich ist die Grenze sehr scharf.

   Peruanische Provinz, bis 50° s. Br.
   Magelan-Provinz, einschliesslich der Falklandinseln.

5) Indopacifisches Reich.
   Japanische Provinz.
   Indische Provinz, von Ceylon bis Formosa, andererseits durch den ganzen malaiischen Archipel bis zur Nordküste Australiens und Neuguineas.
   Polynesische Provinz.
   Indoafrikanische Provinz.

Digitized by Google

Die afrikanische Küste von Natal bis zum Rothen Meere, Madagascar und die Mascarenen, die asiatische Küste bis Ceylon, die Buchten des Rothen Meeres und der Britische Golf.

Südafrikanische Provinz.

Von Natal die Küste des Caplandes bis zum Wendekreise auf der atlantischen Seite.

6) Australisches Reich.

Die südliche Küste Australiens und Neuseelands.

Australische Provinz.

Neuseeländische Provinz.

Später ist diese Eintheilung gemodelt worden, besonders in Bezug auf das indopacifische Reich. A. Agassiz hat einige Modificationen angebracht, Woodward weitere. Dessen System hat Fischer seinen ausführlichen Erörterungen zu Grunde gelegt. Ich gebe daher die Zusammenstellung beider nach Fischer.

Nach A. Agassiz. Districte.	Nach Woodward. Provinzen.
1. Nordpacifischer	11. aleütische.
2. Boreal-amerikanischer	2. boreale.
3. Californischer	12. californische.
4. Panamischer	13. panamische.
5. Südwestamerikanischer	14. peruanische.
6. Patagonischer	16. patagonische.
7. Tropisch-atlantischer	17. caraibische.
8. Nordatlantischer	18. transatlantische, 3. keltische.
9. Lusitanischer	4. lusitanische, 5. aralocaspische.
10. Westafrikanischer	6. westafrikanische.
11. Austral-circumpolarer	7. südafrikanische, 9. australisch-neuseeländ. 15. magellanische.
12. Indopacifischer 13. Indoafrikanischer 14. Ostindischer 15. Indischer	8. indo-pacifische.
16. Japanischer	10. japanische.
17. Australischer	9. australisch-neuseeländische.
18. Circumpolar-borealer	1. arctische.

Es mag genügen, hieran noch die Modification anzuschliessen, die Cooke der Eintheilung gegeben hat.

Digitized by Google

Regionen.	Subregionen.
A. Atlantische und circumpolare	1. arctische.
	2. boreale.
	3. keltische.
	4. lusitanische.
	5. westafrikanische.
	6. südafrikanische.
B. Indopacifische	1. indopacifische s. s.
	2. japanische.
C. Australische	1. australische.
	2. neuseeländische.
D. Amerikanische	1. aleütische.
	2. californische.
	3. panamische.
	4. peruanische.
	5. magellanische.
	6. argentinische.
	7. caraibische.
	8. transatlantische.

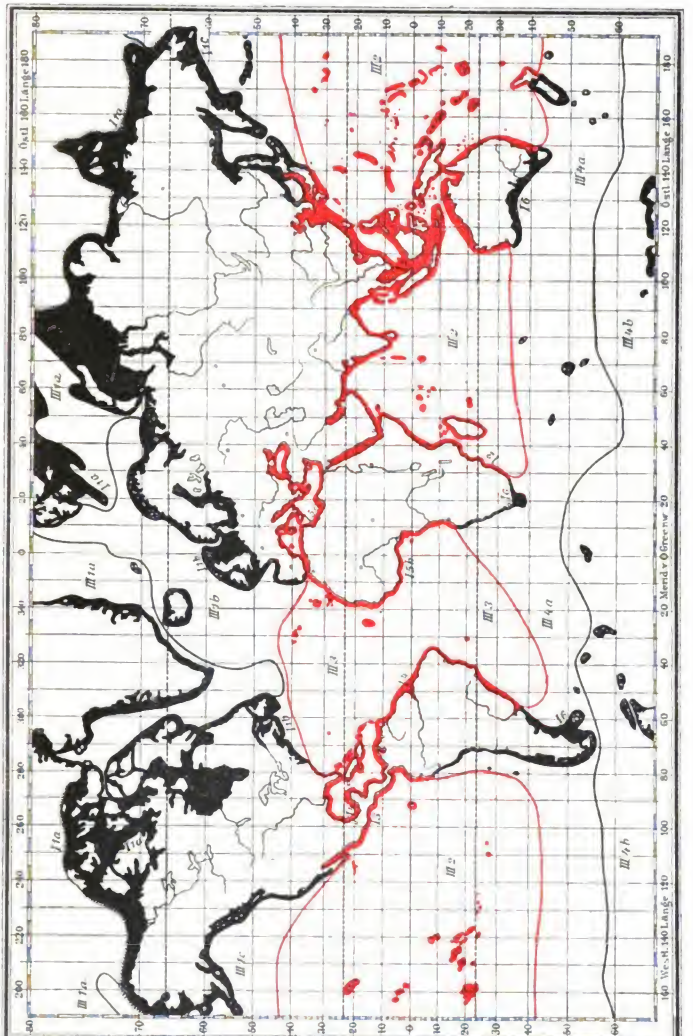
Ein Vergleich ergiebt die gleiche Anzahl einzelner Bezirke, nur ist der verarmte aralocaspische als solcher aufgegeben und dafür der neuseeländische schärfer vom australischen abgetrennt. Ueber weitere Gliederung des letzteren s. u. Inwieweit man sich mit der Zusammenfassung in vier grössere Regionen abfinden will, ist wohl vorwiegend Geschmackssache. Logisch erscheint es nicht gerade, die atlantische Fauna auf die europäisch-afrikanischen Westküsten zu beschränken und die ostamerikanische einer anderen Region zuzurechnen.

Noch schwieriger ist die Auseinandersetzung mit Ortmann's Eintheilung (s. o.) Ortmann hat nicht Unrecht, wenn er mit dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nicht zufrieden ist (S. 92). „Was die Mollusken betrifft, die ebenfalls in allen Lebensbezirken sich finden, so ist die neueste Zusammenfassung der geographischen Verbreitung derselben, wie sie Fischer giebt, rein statistisch und ganz unwissenschaftlich. Diese Gruppe leidet an dem grossen Mangel einer unwissenschaftlichen, oft dilettantischen Systematik und ausserdem durch viele Ungenauigkeiten und Irrthümer in dem chorologischen Material. Eine gründliche Revision und scharfe Kritik ist hier sehr nothwendig." Davon mag man überzeugt sein, wenn nur vorläufig die Möglichkeit der kritischen Durcharbeitung bis ins Einzelne abzusehen wäre, wo die Grundlagen noch so schwankend sind. Eine nähere Einsicht in Fischer's Manuel ergiebt eine so sorgfältige Berücksichtigung möglichst vieler Thatsachen, namentlich im systematischen Theil, dass an einer wissenschaftlichen Beherrschung des Stoffs von seiner Seite so wenig gezweifelt werden darf, als früher von Seiten Keferstein's. Klarheit wird nicht geschaffen werden, solange nicht die gesammte Auffassung der Zoologie über den Ursprung der Thiere, vom Land oder vom Wasser, von Grund aus geändert ist. Vorläufig müssen wir uns mit dem Hergebrachten begnügen, und wenn es nur

Karte I. Die marinen Lebensbezirke nach Ortmann.

Roth: Warmwassergebiet. Schwarz: Kaltwassergebiet. Roth und schwarze Flächen: Littorale Bezirke. Rothe Linien: Grenze zwischen beiden Gebieten. Schwarze Linien: Grenzen zwischen arctischem und borealem Bezirk auf der einen, zwischen antarctischem und notalem auf der anderen Seite. Ziffern und Buchstaben s. im Text.

Digitized by Google



Karte I.

Digitized by Google

historisch sein sollte. Die Wurzeln künftiger Klärung liegen darin*). Zudem lässt sich leicht zeigen, dass die Mollusken noch immer in erster Linie berufen sind, als Leitmuscheln zu dienen.

Zum arctischen Gebiet in Ortmann's Sinne würden Theile der atlantischen und der amerikanischen Region gehören. Das arctisch-circumpolare Untergebiet bliebe etwa dasselbe. Das atlantisch-boreale Untergebiet würde auf der amerikanischen Seite die transatlantische Subregion, auf der europäischen aber die boreale, keltische und lusitanische Subregion umfassen, die lusitanische wenigstens zum guten Theil, an der Oceanküste bis zur Strasse von Gibraltar. Dieser Subregion würde aber das ganze Mittelmeer entzogen. Das pacifisch-boreale Untergebiet würde auf der asiatischen Seite die japanische Subregion zerreissen und ihre nördliche Hälfte einschliessen, dazu im Norden die aleütische, und auf der amerikanischen Seite ziemlich die ganze californische Subregion.

Das indisch-pacifische Gebiet wäre der gleichnamigen Subregion entsprechend, doch unter Hinzunahme der Südhälfte der japanischen und der Nordhälfte der australischen und neuseeländischen.

Das westamerikanische Gebiet entspricht ungefähr der panamischen Subregion, das ostamerikanische der caraibischen.

Auch das westafrikanische Gebiet wäre auf die gleichnamige Subregion zu beziehen, doch unter Hinzunahme des gesammten Mittelmeers.

Die australische Region mit ihren beiden Subregionen wird nicht anerkannt. Die Südküste Australiens und die Südinsel von Neuseeland werden dem antarctischen Gebiete zugerechnet, dem alles übrige eingefügt wird, d. h. die südafrikanische, die peruanische, magellanische und argentinische Subregion. Es zeigt sich also, dass hier gerade auf Grund der neuesten Molluskenuntersuchungen eine Modification einzutreten hat, insofern Südafrika nicht zum antarctischen Gebiet gehört. Denn nicht einzelne Vorkommnisse entscheiden, sondern die Anschauungen, die wir uns auf Grund des gesammten Materials von der Genesis zu machen haben; und da fällt eben vieles anders aus**). Und damit komme ich zur Besprechung der einzelnen Bezirke, wie sie Fischer und Cooke annehmen. Das Misslichste dabei bleibt der verschiedene Umfang der Gattungen in den Zusammenstellungen. Es wird sich empfehlen, bei der dargelegten Unklarheit die grösseren Bezirke, die Regionen, ganz beiseite zu lassen und nur die Provinzen zu nehmen, also ganz im Sinne Fischer's.

1. Die arctische Provinz.

Inwiefern die atlantische Region, d. h. der grosse Küstenbezirk vom Cap der guten Hoffnung an der westafrikanischen und europäischen Küste

*) Es ist hier nicht der Ort, zu verschiedenen Ansichten Ortmann's Stellung zu nehmen, die ich für unbegründet halte. Nur darf die allgemeine Beziehung auf den neuesten Autor auf dem Gebiete nicht umgangen werden.

**) Ortmann steht noch, allerdings gestützt auf zahlreiche Paläontologen, auf dem wunderlichen Standpunkte, dass sich die Zonenscheidung erst in der Tertiärzeit vollzogen habe, trotz paläozoischen oder mindestens mesozoischen Glacialbildungen u. dergl.

Digitized by Google

hinauf, auf der anderen Seite von Neufundland über das ganze circumpolare Gebiet bis zu den Alëuten ein natürliches Ganzes bildet, kommt besser bei der Pendulationstheorie zur Sprache (s. u.).

Die arctische Provinz umfasst das Gebiet um den Nordpol; die Grenze auf der pacifischen Seite kann durch eine Linie bezeichnet werden, die vom Cap Avinof nach dem Südende von Kamtschatka geht, also die Alëuten ausschliesst. Auf der atlantischen wird sie durch die Strömungen schief gestellt; der kalte Labradorstrom drückt das Westende bis Neufundland herab, der Golfstrom schiebt das Ostende hinauf, so dass man es am Nordcap festlegen kann.

Charakteristisch für die kalten Meere ist das Fehlen einer eigentlichen Uferfauna im engsten Sinne des Wortes, da sie vom Packeis wegrasirt werden würde und somit nicht aufgekommen ist. Hier deckt sich das Gesetz, wonach der Uebergang zwischen den verschiedenen Medien, d. h. zwischen Wasser und Land, lediglich von der Wärme abhängig ist, mit den natürlichen Verhältnissen. Die Natur hat den extremen Versuch gar nicht aufkommen lassen.

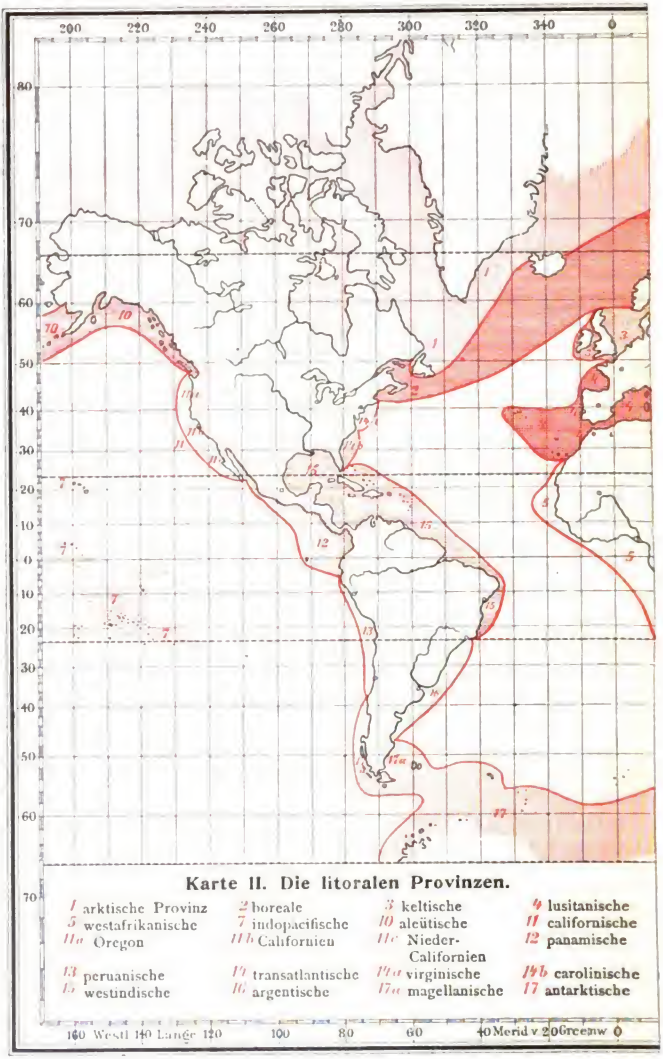
Die wichtigsten Gattungen sind *Volutomitra*, *Buccinum*, mit vielen Arten, *Buccinopsis*, *Neptunea* (*Chrysodomus*), *Sipho* (*Fusus*), *Trophon*, *Bela*, *Admete*, *Velutina*, *Oncidiopsis*, *Marsenina*, *Trichotropis*, *Lacuna*, *Margarita* s. *Eumargarita*, *Skenea;* dazu kosmopolitische, wie *Nassa*, *Columbella*, *Pleuroloma*, *Purpura lapillus*, *Mangelia*, *Natica*, *Turritella*, *Scissurella*, *Littorina*, *Lacuna*, *Hydrobia*, *Rissoa*, sowie *Chenopus*.

Die Schalen sind zumeist weiss oder weisslichgrau, schmutzig bräunlich oder oft mit einem dicken, grünlichen Periostracum versehen.

Meist finden sich sehr zahlreiche Individuen von einer Species gehäuft. Ebenso auffallend sind die oft riesenhaften Dimensionen, welche die Thiere annehmen. Dieser Einfluss tritt besonders klar hervor bei weiterverbreiteten Formen, die ausserhalb des Gebietes kleiner bleiben. Dabei fehlen an der Schalenmündung die Wulst-, Falten- und Streifenbildungen, die in wärmeren Meeren so häufig sind, fast ganz. Vielleicht hängt schon mit der Menge der Individuen eine grosse Neigung zur Variation in der Bildung von Wülsten und Höckern zusammen, die Forbes andererseits aus der häufigen Mischung mit Süsswasser aus den Flüssen oder schmelzendem Eise, also mit dem wechselnden Salzgehalt in Verbindung bringen wollte. An Stelle der einzelnen Begründung tritt am besten wieder der allgemeine Gesichtspunkt, dass nach der Pendulationstheorie hier die stärkste Anregung zur Artbildung in der Gegenwart liegt (s. u.). Wenn diese Variabilität auch manche locale Art beschreiben liess, so herrscht doch im Ganzen grosse Einförmigkeit, indem die Arten wohl zur grösseren Hälfte durch die ganze Provinz verbreitet sind.

Viele von ihnen gehen weiter südlich; so enthält die Liste von Woodward, die Fischer giebt, 110 Species, von denen 31 lebend, 18 fossil in Grossbritannien bekannt sind. Die ganze Fauna scheint so

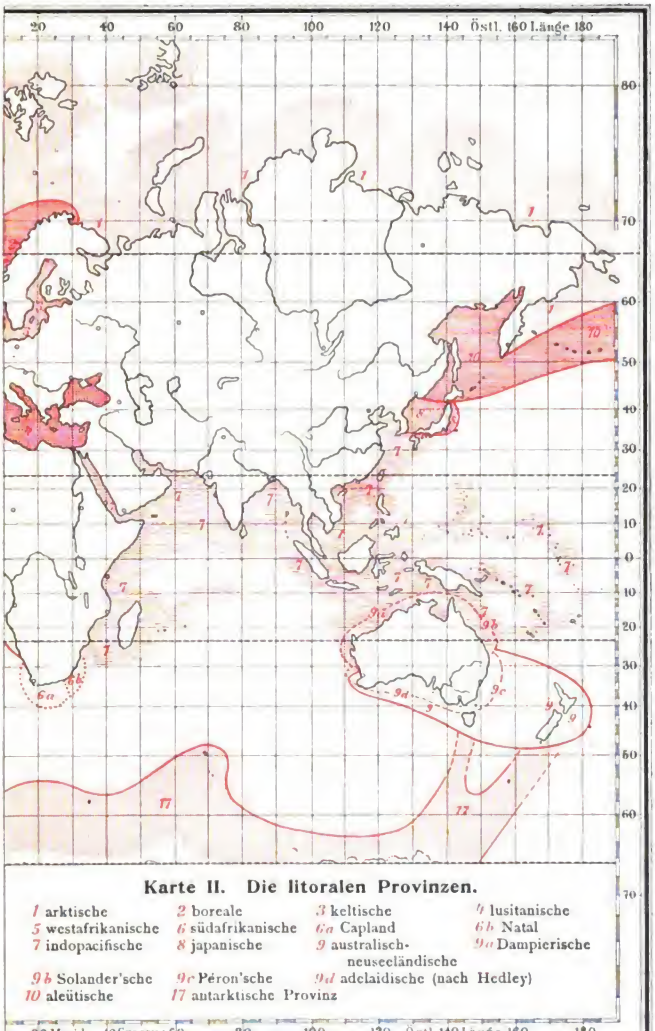
Digitized by Google



Karte II. Die litoralen Provinzen.

1 arktische Provinz	*2* boreale	*3* keltische	*4* lusitanische
5 westafrikanische	*7* indopacifische	*10* aleütische	*11* californische
11a Oregon	*11b* Californien	*11c* Nieder-Californien	*12* panamische
13 peruanische	*14* transatlantische	*14a* virginische	*14b* carolinische
15 westindische	*16* argentische	*17a* magellanische	*17* antarktische

Digitized by Google



Karte II. Die litoralen Provinzen.

1 arktische *2* boreale *3* keltische *4* lusitanische
5 westafrikanische *6* südafrikanische *6a* Capland *6b* Natal
7 indopacifische *8* japanische *9* australisch-neuseeländische *9a* Dampierische
9b Solander'sche *9c* Péron'sche *9d* adelaidische (nach Hedley)
10 aleütische *17* antarktische Provinz

Digitized by Google

weit verbreitet gewesen zu sein, als während der Glacialzeit das arctische Klima herrschte.

Für Nordnorwegen verdanken wir O. Sars eine ausführliche Liste, die 407 Arten enthält, darunter 185 Gastropoden. Die Mollusken von Jan Mayen hat Friele bearbeitet. Die Fauna scheint mehr mit der von Grönland und Nordskandinavien als mit der von Island verwandt zu sein, von dem wir allerdings den Osten schlecht kennen. Manche Formen fehlen Skandinavien und gehören zur grönländischen Fauna: *Rissoa scrobiculata*, *Buccinum glaciale*. *Fusus spitzbergensis* weist nach der anderen Seite.

Spitzbergen ist faunistisch gut bekannt. Mörch machte die Bemerkung, dass die Schalen selbst von denen Grönlands und Islands durch ihre geringe Dicke und den Mangel der Längsrippen abweichen und sich durch besondere Grösse auszeichnen (s. u. Pendulationstheorie). *Buccinum*, *Neptunea* und *Fusus* (*Sipho*) wiegen vor.

Knipowitzsch*) giebt eine Zusammenstellung der in den letzten Jahren auf Spitzbergen erbeuteten recenten und fossilen „postpliocänen" Mollusken. Beide Theile der Arbeit führen zu positiven Resultaten. Die lebenden Formen zeigen eine streng arctische Fauna, verglichen mit der des Weissen Meeres. Bei letzterem zeigen sich, je weiter nach Westen, um so mehr Warmwasserformen, die an der Murmanküste zunehmen, wo es in die Fauna von Finmarken übergeht; solche boreale Arten sind *Trachydermon ruber*, *Acmaea virginea*, *Helcion pellucidum*, *Buccinum finmarchianum*, *Trophon bardicensis*, *Dentalium entale*, *Mactra elliptica*, *Astarte sulcata* u. a. Sie alle fehlen an Spitzbergen, dessen Mollusken vielfach ihr hocharctisches Gepräge noch durch ihre riesenhaften Dimensionen bezeugen. Fossil wurde von den recenten nicht weniger als ein Drittel gesammelt, ein Verhältniss, das um so höher anzuschlagen ist, als unter den lebenden auch viele Nacktschnecken oder solche mit dünner Schale sich befinden. Zu diesen kommen nun drei Arten, die auf etwas wärmeres Wasser deuten. *Mytilus edulis* in den Maassen und mit den dicken Schalen der Strandform (nicht vereinzelt und dünnschalig, wie er bei einigen 100 m im ganz kalten Wasser lebt), *Trichotropis borealis* und *Montacuta Maltzani*, dazu *Littorina littorea* und *Cyprina islandica*, diese allerdings ohne bestimmte Kenntniss der Schichten. Es ist also mit Sicherheit anzunehmen, dass Spitzbergen noch vor nicht allzu langer Zeit etwas wärmeres Klima hatte.

Die nordsibirische Fauna hat rein arctischen Charakter: dasselbe scheint für Kamtschatka zu gelten, woher allerdings nur spärliche Sammlungen bearbeitet sind.

---

*) N. Knipowitzsch, Ueber die postpliocänen Mollusken und Brachiopoden von Spitzbergen. (Bull. Acad. Imp. Sc. St. Petersburg. 1900. S. 376—386.

—— Zoologische Ergebnisse der russischen Expedition nach Spitzbergen. Mollusca und Brachiopoda. Ann. Mus. zool. ac. impér. sc. St. Petersburg. 7. 1903. 103 S. 2. Th. 1 K.

Digitized by Google

Die besonders wichtige Beringstrasse ist von Middendorff an wiederholt untersucht, bez. die Sammlungen sind bearbeitet worden. Gray, Broderip, Sowerby, Stimpson, Dall, Smith, Williams haben sich betheiligt. Von 118 Mollusken, die Crosse 1877 aufzählt, lebt ungefähr die Hälfte auch an Grönland, Nordskandinavien, Spitzbergen und im Weissen Meer. Die Prosobranchien mögen als Charakterformen hier stehen.

Trophon clathratus,
Fusus islandicus,
— *liratus*,
— *fornicatus*,
Buccinum tenebrosum,
— *glaciale*,
— *tenue*,
Velutina haliotidea,
— *zonata*,
Natica pallida,
— *clausa*,
Scala groenlandica.
Pleurotoma harpularia,
— *turricula*,
Trichotropis borealis,
Admete viridula,
Lacuna vincta,
Turritella polaris,
— *lactea*,
Margarita argentata,
— *helicina*,
— *obscura*,
Acmaea testudinalis.

Charakterformen, die bis jetzt nur von der Beringstrasse bekannt sind, gehören zu *Trophon* 1, *Fusus* 2, *Buccinopsis* 1, *Buccinum* 2, *Amauropsis* 1, *Odostomia* 1, *Pleurotoma* 1, *Trichotropis* 1, *Admete* 1, *Littorina* 1, *Margarita* 2, *Cryptobranchia* (*Lepeta*) 2.

Eine Art, *Trichotropis bicarinata*, ist auch vom Ochotskischen Meere bekannt, eine Reihe lebt an den Alëuten, *Fusus* 2, *Buccinum* 2, *Purpura* 1, *Natica* 1, *Pleurotoma* 2, *Trichotropis* 2. Von diesen gehen einige bis zu den Sitka-Inseln, die beiden *Buccinum*- und *Trichotropis*-Arten, *Trophon orpheus* und *Trichotropis cancellata* bis Californien. Dieses Verhältniss steigert sich bei den Lamellibranchien.

Dall gab kürzlich*) eine Fauna von den Pribilof-Inseln, für die er ja durch seine früheren Reisen in Alaska besonders competent ist. Durch die Beringsee kommt ein kalter Strom auf der Westseite von Kamtschatka herab. Ein Zweig vom warmen Kuro Siwo biegt unter 54° nach Norden und Nordwesten um und geht an den Alëuten entlang; er sendet im Sommer Wasser von 7—10° C. zwischen den Inseln hindurch. Einige Meter darunter steigt das Wasser selten über 4,5°, die Sommertemperatur des Wassers in der Beringstrasse. Im Winter sinkt sie unter 0°, nahe an den Gefrierpunkt des Seewassers. Die Pribilof-Inseln sind mit der amerikanischen Küste durch ein flaches submarines Plateau verbunden, welches südwestlich abfällt. Das Packeis des Winters lässt keine eigentliche Strandfauna aufkommen; auffallenderweise scheinen die kleinen Strand-

*) W. H. Dall, The Mollusk Fauna of the Pribilof Islands. In: The Fur Seals and Fur-Seal-Islands of the North Pacific Ocean. Washington 1899. Part 3. S. 539—546. 1 Karte.

Digitized by Google

formen aber auch an den Alëuten zu fehlen, wohl wegen des Mangels an grösseren Fängen. Das erwähnte Flachwasser beherbergt eine Fauna, die von den Alëuten aus durchgeht, dazu kommen aber besonders Formen von *Buccinum*, *Chrysodomus* und *Strombella s. Volutopsis*, von denen einige allerdings auch als Tiefseeschnecken bis zu den Galapagos reichen. Die Charakterformen der Pribilof-Inseln liegen in Chitoniden, Acmaeen und Bucciniden, doch sind nur ganz wenige auf die Inseln beschränkt. Von den 86, unter denen 3 Landschnecken figuriren (*Succinea*, *Vitrina* und *Pupa*), gehen 17 bis Californien, 72 zu den Alëuten, 42 zur arctischen Fauna, 31 zu Kamtschatka und 10 zu den nördlichen Staaten Japans. Da aber die letzten 10 zugleich auf der amerikanischen Seite leben, so lässt sich gar kein streng asiatisches Element nachweisen. Dall schliesst eine Liste von fossilen Formen der einen Insel an. Das geologische Alter lässt sich nicht bestimmen, doch sind nur ganz wenige Arten noch nicht lebend gefunden worden, so dass es sich bloss um junge Ablagerungen handeln kann.

Die Pribilof-Inseln können als ein Zwischenglied zwischen der arctischen und der Alëutenfauna gelten.

Von den Canälen zwischen den nordamerikanischen Inseln sind spärliche Funde heimgebracht, die Fischer aufzählt. Wesentlich erscheint es, dass die arctischen Littoralformen nach der Tiefe zu bald in eine Fauna übergehen, welche im Atlantic als echt abyssisch in tiefere Schichten hinabreicht.

Grönland endlich zeigt eine Fauna von 205 Species, mit 130 Gastropoden. Die meisten finden sich an der europäischen Nordküste wieder und sind arctisch weit verbreitet. Die Beziehungen zur amerikanischen Seite sind schwächer. Eine Liste von mehr beschränkten Charakterformen umfasst *Fusus* 5, *Buccinum* 5, *Chenopus* 1, *Cerithium* 1, *Turritella* 2, *Rissoa* 1, *Amaura* 1, *Menestho* (*Eulimella*) 1, *Scalaria* 1.

Fossile arctische Formen ausserhalb des arctischen Gebietes.

In Uddevalla in Schweden lagern Pleistocänschichten bis zu 60 m über dem Meere, die seit Linné häufig studirt worden sind. Von den 83 Mollusken, die sie enthalten, lebt die grössere Zahl noch jetzt an der schwedischen Küste. Manche aber sind jetzt streng arctisch, nämlich:

Lepeta rubella,	*Velutina undata*,
Piliscus (*Capulus*) *probus*,	*Pleurotoma pyramidalis*,
Moelleria (*Turbo*) *costulata*,	— *violacea*,
Mesalia (*Turritella*) *borealis*,	*Buccinum groenlandicum*.

Die gleichen Schichten sind in Norwegen bei Christiania studirt worden, und in Nordrussland an den Ufern der Dwina und Waga.

In Ostschottland sind die entsprechenden Ablagerungen zum Theil gehoben bis zu 420 m. Sie enthalten:

Digitized by Google

Trophon clathratus,
— *scalariformis*,
— *Gunneiri*.
Trichotropis borealis,
Natica clausa,

In Nordamerika sind die arctischen Schichten weit verbreitet (Labrador, Maine, Canada, Neuschottland u. s. w.). Sie steigen auch hier auf 100 bis 150 m an. *Natica groenlandica*, *Scalaria groenlandica*, *Buccinum groenlandicum* u. a. sind charakteristische Arten. Die gleichen Schichten sind auch auf Grinnell-Land gefunden worden. Die Fauna differirt aber sehr wenig von der, die im St. Lorenz-Golf lebt; doch sind gerade die recenten borealen und arctischen Arten in ihnen am wenigsten versteinert.

Das Pliocän von England und Belgien beherbergt im Crag arctische Mollusken zusammen mit Vertretern von Gattungen, die jetzt in gemässigten und warmen Meeren leben, eine Mischfauna also (s. u.).

Das auffallendste bleibt aber die Beimengung ähnlicher Formen im oberen Pliocän von Ficarazzi bei Palermo, nämlich

Buccinum groenlandicum,
— *undatum*,
Trichotropis borealis
Admete viridula,
Margarita cinerea,
Cyclostoma basistriatum.

Buccinum, bei seiner Grösse nicht zu übersehen, fehlt jetzt im Mittelmeer vollständig, selbst als Gattung.

Die volle Würdigung dieser Thatsachen ermöglicht nur die Pendulationstheorie (s. u.).

2. Die boreale Provinz.

Das von E. Forbes und Woodward abgegrenzte Gebiet umfasst die Westküste von Norwegen auf der europäischen Seite, auf der amerikanischen Neuschottland, Maine, Massachussetts bis zum Cap Cod. Der St. Lorenz-Golf und ein Theil von Labrador sind vermuthlich noch dazuzunehmen. Island mit Ausnahme der Nordküste, die Faröer und wohl auch die Shetland-Inseln bilden Theile davon. Man wird selbstverständlich zwei Unterbezirke bilden, den europäisch-borealen und den amerikanisch-borealen.

Es liegt nahe, in dieser Provinz einen früheren Zusammenhang zwischen Amerika und Europa zu vermuthen.

Von gemeinsamen Formen auf der Ost- und Westseite zählt Fischer folgende auf:

Admete viridula,
Trichotropis borealis,
Trophon truncatus,
Fusus despectus,
Buccinum undatum,
Purpura lapillus,
Columbella rosacea,
Pleurotoma 7 spec.,
Amauropsis islandica,
Turritella erosa,
— *reticulata*.
Scala groenlandica,
Littorina rudis,
— *obtusata*,
Lacuna divaricata,
Rissoa striata,
Hydrobia ventrosa,
Skenea planorbis,

Digitized by Google

Natica clausa,	*Trochus occidentalis,*
Velutina haliotidea,	*Margarita 6,*
— *zonata,*	*Puncturella noachina,*
Cerithiopsis tubercularis,	*Tectura testudinalis.*

Die Küste von Massachussetts hat ausserdem mit der lusitanischen Provinz nach Jeffreys noch einige Arten gemein: *Odostomia trifida* und *Crepidula fornicata.*

Norwegen, das durch die Arbeiten von Lovén, M. und G. O. Sars u. s. w. vortrefflich bekannt ist, wurde von Lovén nochmals in zwei Gebiete zerlegt, ein südliches (germanisches), vom Sunde bis zum Cap Stadt in 62° n. Br., und ein nördliches, von da bis zum Nordcap. Im ersten zählt er 132, im zweiten 69 Arten beschalter Gastropoden, davon waren

in der Südhälfte	in der Nordhälfte	
a) 39	3	mediterrane Arten,
b) 68	10	germanische „
c) 25	56	nordatlantische „

Davon fasst er c als Relicte aus der Eiszeit, b als die Formen, die sie nachher ersetzten, und a als jüngste Einwanderer (Keferstein). Von den isländischen Gastropoden werden 10 angegeben, die mit Grönland gemein sind, ohne weiter nach Süden zu reichen. Eine etwas grössere Zahl steht als eigentlich boreale diesen arctischen gegenüber. Von den Faröern werden 5 boreale Arten verzeichnet, die an Island fehlen, als bekannteste *Trochus* (*Gibbula*) *zizyphinus* und *Patella vulgata.* Die Shetland-Inseln zeigen noch mehr Beziehungen zu den britannischen Inseln als zu den Faröern und beherbergen ausserdem eine Reihe mehr südlich europäischer Formen.

Die Küste von Massachussetts hat etwa 100 Mollusken für sich, die wenigstens weder an Grönland, noch auf der europäischen Seite zu leben scheinen, davon etwa die Hälfte Schnecken, *Fasciolaria ligata, Crucibulum striatum, Crepidula convexa* u. a. Manche überschreiten nach Süden das Cap Cod, um in die transatlantische Provinz, ja selbst bis Florida, vorzudringen. Die Mollusken des St. Lorenz-Golfs stimmen in der grossen Mehrzahl mit denen von Massachussetts überein, doch kommen arctische Arten hinzu; dasselbe gilt von der benachbarten Labrador-Küste. Die Schnecken der Neufundland-Bank sind zumeist den Fischmägen entnommen.

3. Die keltische Provinz.

Sie umfasst die Küsten von Grossbritannien ausser den Shetland-Inseln, die Nord- und Ostsee. Man kann ebensogut die Nordküste Frankreichs hinzurechnen. Denn die englischen Küsten sind wesentlich verschieden, insofern, als die Südküste einen weit höheren Betrag von südlichen Formen aufweist, als die übrigen. Ebenso machen eine Anzahl von Nordschnecken im Canal Halt, so *Fusus norvegicus, Buccinum hum-*

Digitized by Google

phreysianum, *Trichotropis borealis*, *Natica islandica*, *N. groenlandica*, *N. montagui*, *Jeffreysia globularis*, *Margarita groenlandica*, *Puncturella noachina*, *Tectura testudinalis*, *Margarita helicina* u. s. w. *Buccinum undatum* und *Littorina littorea* werden im Südwesten immer seltener.

Die Verhältnisse Britanniens sind am besten bekannt, auch die der Ostsee; für die Helgoländer Fauna haben wir kürzlich Zusammenstellungen von Heincke erhalten.

Die pliocänen Cragschichten Englands ergeben, wie erwähnt, ein sehr eigenthümliches Resultat. Sie enthalten eine Menge Arten, die jetzt nur weiter südlich vorkommen, z. Th. bis zur Küste von Senegambien. In der Eiszeit sind sie verschwunden, um nachher neue südliche Einwanderer vordringen zu lassen, also ganz ähnlich, wie nach der Lovén'schen Auffassung (s. o.) in Norwegen; nur dass der Ausschlag weiter nach Süden reicht. Fischer giebt die Liste der pliocänen Südformen:

Ovula spelta,	*Neptunea contraria*,	*Turritella subangulata*,
Mitra ebenus,	*Murex aciculatus*,	*Scalaria frondosa*,
Columbella scripta,	*Pleurotoma maravignae*,	— *lamellosa*,
Nassa semistriata,	*Natica millepunctata*,	*Pyramidella plicosa*,
— *limata*,	*Fossarus costatus*,	*Trochus Adansoni*,
Triton cutaceus,	*Vermetus subcancellatus*,	*Fissurella neglecta*,
	— *triqueter*,	*Emarginula elongata*.

Dazu die Liste der britannischen Neueinwanderer, die in England nur recent, aber nicht fossil bekannt sind:

Pleurotoma rugulosa,	*Barleeia rubra*,
— *brachystoma*,	*Rissoa striatula*,
Nassa reticulata,	— *costata*,
Eulimella Scillae,	*Phasianella (Tricolia) pullus*,
Caecum trachea,	*Trochus (Gibbula) magus*.

Wir haben auf diese Thatsachen bei der Besprechung der Pendulation (s. u.) zurückzukommen.

Im Kattegat findet sich eine merkwürdige Differenz zwischen der dänischen und der schwedischen Küste insofern, als auf der schwedischen eine Reihe selbst von Gattungen leben, die auf der gegenüberliegenden dänischen unbekannt sind: *Lamellaria (Marsenia)*, *Cypraea*, *Skenea Cerithiopsis*, *Margarita (Eumargarita)*.

Die Ostsee stellt naturgemäss nur eine verarmte marine Fauna; je weiter nach Osten, um so schwächer der Salzgehalt, so dass schliesslich nur noch Süsswasserformen hausen. Bei Kiel haben wir noch nach Meyer und Möbius

Acmaea testudinalis,	*Littorina littorea*,	*Cerithium reticulatum*,
Rissoa labiosa,	— *littoralis*,	*Nassa reticulata*,
— *inconspicua*,	— *tenebrosa*,	*Buccinum undatum*,
— *ulvae*,	*Lacuna vincta*,	*Fusus antiquus*.
— *ventrosa*,	— *pallidula*,	
— *parva*,		

Digitized by Google

An der mecklenburgischen Küste leben nach Boll nur noch *Buccinum undatum, Nassa reticulata, Littorina littorea.* Daneben finden sich bereits *Neritina fluviatilis, Bythinia fluviatilis, Hydrobia muricata* und verschiedene Limnäen. Im Bottnischen Meerbusen kommen schliesslich nur noch *Neritina-* nebst *Limnaca-* und *Planorbis*-Arten vor, unter völligem Ausschluss der marinen, ein typisches Beispiel für die Einwirkung des Brackwassers (s. u.).

4. Die lusitanische Provinz.

Die in ihren einzelnen Abschnitten allerdings sehr heterogene Provinz umfasst die Westküste von Frankreich, die pyrenäische Halbinsel, die afrikanische Nordwestküste bis zum Cap Juby, dazu das ganze Mittelmeer im Osten und westlich die Canaren, Madeira und die Azoren. Selbst die Mollusken der Sargassosee, die an den treibenden Tangen sitzen, scheinen zu ihr zu gehören, während man allerdings für diese wohl besser mit den Pflanzen einen westlichen Ursprung vermuthen sollte.

Der Golf von Biscaya mit seinen grossen Tiefen erlaubt borealen Formen den Zugang (s. u.), die sich dann wieder der littoralen Fauna beimengen können. Von der anderen Seite kommen afrikanische Gattungen. Es handelt sich also hier im Wesentlichen um eine Mischfauna.

Für den gesammten Molluskenbestand der französischen Westküste, allerdings einschliesslich 8 Brachiopoden, hat Fischer folgende Beziehungen festgestellt:

336 Arten hat Grossbritannien mit dem Mittelmeer gemein, d. h. 59%.
91 Arten leben in den englischen Meeren, ohne das Mittelmeer zu erreichen.
82 Arten leben umgekehrt im Mittelmeer, ohne England zu erreichen.
60 Arten sind weder im Mittelmeer, noch an England gefunden worden.

Diese Fauna ist also in hohem Grade gemischt. Eine Anzahl boreale Arten aus den Gattungen *Puncturella, Lepeta, Torellia, Trichotropis, Buccinopsis* sind die einzigen, welche die britischen Küsten vor den westfranzösischen voraus haben.

Der Canal ist die scharfe Grenze für 81 Arten, die das Mittelmeer mit Frankreich gemein hat, darunter folgende Vorderkiemer:

Eglisia subdecussata,	*Triton* 3,
Fossarus 2,	*Ranella gigantea,*
Solarium 2,	*Nassa* 2,
Murex 2,	*Cassis saburon,*
Purpura haemostoma,	*Cassidaria tyrrhena.*

Von nordeuropäischen Arten, die bis zur französischen Küste verdringen, sind etwa zu nennen:

Helcion pellucidum,	*Velutina capuloidea,*
Odostomia unidentata,	*Pleurotoma* 2,
Rissoa Jeffreysi,	*Purpura lapillus,*
Lacuna 4,	*Neptunea* 4,
Littorina 2,	*Buccinum undatum.*

Digitized by Google

Formen, die sich auf die atlantische Küste Frankreichs und der iberischen Halbinsel beschränken, giebt es nur wenige, *Assiminea Eliae*, *Plagiostyla (Rissoa) asturiana*, *Caecum spinosum*, *Neptunea contraria*, *Mitra fusca*.

Die Nordküste Spaniens hat im Uebrigen dieselbe Fauna wie die französische Westküste. Von keltischen Formen reichen *Lacuna puteolus*, *Velutina laevigata*, *Purpura lapillus* bis hierher.

Die portugiesische Fauna, in neuerer Zeit von Nobre wiederholt katalogisirt, geht immer mehr in die mediterrane über, ist aber weit ärmer.

Das Mittelmeer umschliesst die reichste Molluskenfauna der gemässigten Zonen, ca. 1200 Arten, die abyssicolen eingerechnet.

Die Fauna ist in hohem Grade homogen; nur manche afrikanische Arten halten sich bloss an den westlichen Küsten, Algier und Spanien: *Pleurotoma undatiruga*, *Cymbium olla*, *Natica textilis*, *Patella safiana*, *Cypraea candidula*. Sie dürften die jüngsten Einwanderer sein nach der Eiszeit. Die grosse *Halia priamus*, Vertreter einer monotypen Gattung, reicht jetzt von Senegambien bis in die Bai von Cadix; fossil findet sie sich auch im Pliocän von Oberitalien. Ebenso ist der senegambische *Strombus bubonius* in den jüngsten Pliocänablagerungen nördlich und südlich um das Mittelmeer verbreitet. Die Eiszeit scheint ihn ausgelöscht zu haben.

Aus den mediterranen Miocän- und Pliocänfunden geht hervor, dass das Gebiet Elemente vom Indic, von Westafrika und von den europäischen Nordmeeren aufgenommen hat. Im Miocän waren noch Korallenriffe vorhanden.

Subtropische Elemente sind etwa

A. afrikanische, I. indische.

Marginella A.,	*Xenophora* A. I.,	*Cancellaria* A.,
Cymbium A.,	*Typhis* A. I.,	*Pedicularis* I.,
Clanculus A. I.,	*Fasciolaria* A.,	*Sigaretus* A.,
Siliquaria A.,	*Mesalia* A.	

Es fehlt selbst nicht an nahen Beziehungen zur amerikanischen, bez. caraïbischen oder Antillen-Fauna, so dass sogar Species übereinstimmen in den Gattungen *Crepidula*, *Smaragdia*, *Dolium*, *Rissoina*.

Einige Charakterformen mögen wenigstens genannt sein:

Conus mediterraneus,	*Pisania maculosa*,	*Natica millepunctata*,
Ovula carnea,	*Fasciolaria tarentina*,	— *josephinia*,
Cypraea pirum,	*Murex brandaris*,	*Siliquaria anguina*,
Mitra ebenus,	— *trunculus*,	*Vermetus gigas*,
Dolium galea,	*Cerithium vulgatum*,	*Clanculus cruciatus*,
Cassis sulcosa,	*Cancellaria cancellata*,	*Patella ferruginea*.
Cassidaria echinophora,		

Nach Osten zu, im Adriatischen und Aegäischen Meere, nimmt die Artenzahl ein wenig ab; noch schwanken die Zahlen zwischen 450 und

Digitized by Google

550 Species. Im Schwarzen Meere sinkt der Bestand unter 100, und in den flachen Asowschen scheinen die marinen Vorderkiemer ganz zu fehlen.

Im Caspischen Meere verschwinden sie so gut wie ganz; *Paludina*, *Lithoglyphus*, *Hydrobia*, *Neritina* treten an ihre Stelle. Die Muscheln halten etwas länger aus. Es scheint daher durchaus nicht angezeigt, mit Fischer eine besondere aralocaspische Provinz an die lusitanische anzugliedern, sie könnte höchstens durch ihren negativen Charakter gekennzeichnet werden.

Von der marokkanischen Küste sind einige nordeuropäische Formen bekannt, die nicht ins Mittelmeer eingedrungen sind: *Helcion pellucidum*, *Pupura lapillus*.

Von den 300 canarischen Mollusken kommen etwa 63 % auch im Mittelmeere und an den spanischen Küsten vor. Charakteristisch sind Arten von *Conus*, *Cymbium*, *Ranella*, *Columbella*, *Purpura*, *Mitra*, *Marginella*, *Clanculus*, *Scala*, *Rissoa*. Nach der Schätzung von MacAndrew hat Madeira 70 % seiner Mollusken mit dem Mittelmeere, 83 % mit den Canaren gemeinsam. Watson schätzt die Zahl auf 400, wovon 80—90 eigenthümlich sein mögen.

Die Azorenfauna ist ärmer; besonders reichlich sind die Patellen vertreten.

An den Tangen der Sargassosee haften wenige Arten von *Helcion* und *Lepeta*, darunter unser *Helcion pellucidum;* als neues Element tritt *Litiope* auf.

5. Die westafrikanische Provinz.

Die Grenzen sind unsicher wegen der kalten Strömung, die vom Südpol her an der südwestafrikanischen Küste heraufläuft. Im Norden wird Cap Juby übereinstimmend festgehalten, wiewohl auch hier die Faunen ineinander greifen, im Süden aber wird bald der 26.°, bald der 30.° s. Br. angegeben. Die Fauna scheint eine der charakteristischsten zu sein; die Ursachen dürften sein: die Anregung und Schöpfungskraft der Tropen, doch ohne die für viele tropisch-littoralen Mollusken so wesentlichen Korallenriffe, also durchweg mehr Schlickgrund. Aber damit sind auch dem Sammler Schwierigkeiten gesetzt: das Küstenklima ist ungesund. Eine Hauptquelle bleibt noch immer Adanson's berühmtes Werk über Senegambien, das aber wegen der Nomenclatur, die noch nicht der Linné'schen Grundlage folgt, unsicher zu gebrauchen ist.

Von der südlichen Westküste Afrikas brachte die Valdivia (l. c.) eine Anzahl neuer Formen mit, die v. Martens beschreibt *(Clavatula subspirata*, *Mangelia descendens*, *Fusus appressus)*, unter Aufzählung der bekannten. Wichtig ist seine Liste der Arten von Kamerun bis zur Grossen Fischbai, in welcher alles Bekannte unter Erweiterung zusammengestellt wird. Sie ist um so werthvoller, als sie eine Lücke ausfüllt, da nur 1853 eine kümmerliche Zusammenstellung erschien. Es ergiebt sich daraus, dass viele marine Arten von den Mündungen des Senegal und Gambia

Digitized by Google

bis zum portugiesischen Gebiet, also ziemlich durch die ganze tropische Küste Westafrikas, verbreitet sind, einige nördlich bis ins Mittelmeer, andere, aber doch verhältnissmässig wenige, auch an den amerikanischen Küsten. Unter diesen ist es auffällig, dass ein Dutzend etwa auch von Westindien angegeben werden, aber nur drei von der gegenüberliegenden Küste Brasiliens. Bei Ascension und St. Helena sind auch eine kleine Anzahl identischer Arten vorhanden.

Der südlichere Theil der Westküste von Loanda bis Benguela unterscheidet sich in einigen Beziehungen von dem nördlicheren, indem einestheils die namentlich für das Senegalgebiet so bezeichnenden Marginellen und Cymbien, zumeist Bewohner flachen Grundes, weniger zahlreich sind, andererseits durch stärkere Vertretung der Trochiden, Fissurellen und Patellen, zum Theil Felsenbewohner, eine grössere Aehnlichkeit mit der südafrikanischen Küste sich zeigt, unter anderen auch die für Südafrika so charakteristische Untergattung *Oxystele* auftritt, sowie auch einige wesentlich südafrikanische Arten, z. B. *Crepidula hepatica*.

Als charakteristische Gattungen verzeichnet Fischer: *Pleurotoma* (s. g. *Clavatula*, *Genotia*, *Perrona*), *Oliva* (s. g. *Agaronia*), *Marginella* (s. g. *Persicula*, *Glabella*, *Cryptospira*), *Cymbium*, *Terebra*, *Cyllene*, *Desmoulia*, *Pusionella*, *Pyrilla*, *Tympanotomus* (brackisch), *Mesalia*, *Eglisia*, *Protoma*.

Martens giebt für die Südhälfte: an *Conus* 7, *Surcula* 2, *Perrona* 3, *Clavatula* 2, *Mangelia* 1, *Terebra* 3, *Pusionella* 1, *Cancellaria* 3, *Murex* 5, *Purpura* 4, *Ricinula* 1, *Pisania* 1, *Pseudoliva* 1, *Cyllene* 1, *Phos* 1, *Nassa* 3, *Bullia* 1, *Semifusus* 1, *Fusus* 1, *Turbinella* 1, *Columbella* 3, *Mitra* 3, *Cymbium* 2, *Marginella* 3, *Oliva* 2, *Olivella* 1, *Dactylidia* 1, *Agaronia* 2, die charakteristische *Harpa rosea* von Senegambien bis zur Prinzeninsel, *Ranella* 1, *Cassis* 2, *Cypraea* 5, *Natica* 3, *Sigaretus* 3, *Strombus bubonius*, *Xenophora* 1, *Cerithium* 2, *Potomides* 3, *Clavigerina* 4, *Planaxis* 2, *Turritella* 3, *Rissoa* 3, *Littorina* 8, *Hipponyx* 2, *Trochita* 2, *Crepidula* 4, *Siliquaria* 1, *Solarium* 1, *Scalaria* 1, *Pyramidella* 1, *Nerita* 2, *Phasianella* 2 kleine, *Trochus* 6 (*Clanculus*, *Trochocochlea*, *Calliostoma*, *Oxystele*), *Haliotis* 1, *Fissurella* 6, *Patella* 9.

Von diesen 142 Arten sind 56 auch von Senegambien bekannt; bis ins Mittelmeer gehen 4, *Cancellaria cancellata L.*, *Purpura haemastoma* und 2 Cypräen, zu den Canaren nur *Littorina affinis* und eine *Patella*, nach Ascension 8 oder 9, darunter die beiden weitverbreiteten Cypräen, die mit 5 anderen Arten auch bei St. Helena wieder auftauchen, nach den Capverden nur 2 Littorinen, nach Madeira nur die *Patella*, die auch an den Canaren lebt. 10 bis 12 dagegen kommen, wie erwähnt, auch in Westindien vor, aber nur 3 an der brasilianischen Küste. Besonders scharf ist die Trennung von Südafrika, denn vom Capland ragen nur zwei Arten herein. Es bleiben noch 92 Species, die somit bisher nur aus der Südhälfte der westafrikanischen Provinz bekannt sind.

Die Cap Verden haben die meisten Arten mit Senegambien gemein, doch fehlt es nicht an eigenen Arten, *Fissurella* 3, *Calyptraea* 1, *Scissu-*

Digitized by Google

rella 1, *Littorina* 2, *Caecum* 4, *Fasciolaria* 1, *Odostomia* 1, *Cerithium* 1. *Columbella* 1, *Marginella* 1. *Columbella cribraria* lebt gleichzeitig an den Antillen, *Cassis crumena* von den Capverden hat als nächste Verwandte die westindische *Cassis testiculus*, — vicarierende Arten.

Die *Columbella cribraria* und *Cassis crumena* finden sich auch an Ascension, das einige wenige eigene Schöpfungen enthält. Dieselbe *Columbella* fehlt auch an St. Helena nicht, dessen Fauna sehr vielseitige Beziehungen aufweist, weshalb ich den Auszug, den Fischer aus Jeffreys' Liste giebt, citire.

Littorina striata (Canaren),
Conus 2,
Cypraea lurida (Mittelmeer),
— *spuria* (Mittelmeer),
Columbella cribraria (Antillen),
Cassis crumena (Ascension, Capverden, Antillen),
Triton variegatus (Antillen),
— *olearium* (Mittelmeer),
Ranella pustulosa,
Purpura helenensis,
Cominella lugubris (ein antarctisches Element),
Fissurella arcuata,
Hipponyx mitrula,
Patella plumbea (Canaren).

6. Die südafrikanische Provinz.

Die Capfauna ist gegen die westafrikanische besser abgegrenzt als gegen die indische. Namentlich hat, wenn man zwei Unterprovinzen gelten lässt, die vom Cap und die von Natal, die letztere naturgemäss intimere indisch-pacifische Beziehungen. Im Ganzen ist die Fauna gut charakterisirt; die ältere Specialfauna von Krauss würde etwa 400 Arten umfassen, wovon die Hälfte endemisch. Namentlich sind littorale Genera, wie *Patella*, *Trochus*, *Fissurella*, *Purpura*, auch *Phasianella*, relativ gut entwickelt, dazu *Euthria*, *Triton*, *Cominella*, *Bullia*, *Nassa*, *Cypraeovula*, *Oxystele*, *Fissurellidea*. Wenn Sowerby 740 Arten aufzählt, so sind darin viele Species von Natal, die nicht eigentlich mehr hergehören. Doch bleibt auch jetzt noch der Procentsatz von endemischen Formen, 323, sehr hoch. Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass nicht weniger als 67 europäische Formen darunter sind, 2 *Mangilia* und allerdings vorwiegend Muscheln.

Seitdem ist weiter gearbeitet. Zumal sind die Arbeiten von E. Smith*) und von Martens zu beachten. Sowerby's Katalog, der vor etwa

*) E. A. Smith. List of species of Mollusca from South Africa. (Proc. Mal. Soc. 5. 1903. S. 354—402. 1 Pl.)
—— On a Collection of Marine Shells from Port Alfred, Cape Colony. (Journ. Malacol. 11. 1904. S. 21—44. 2 T.)

Digitized by Google

10 Jahren erschien, erwies sich als unvollständig, dazu gab der Autor fortlaufend Novitäten heraus; ebenso E. Smith, der sich dann zu einem Katalog entschloss. Darin zählt er 383 Arten auf, unter Zurückweisung von 7 fälschlich in der Litteratur hierher bezogenen. Unter den aufgezählten sind neue sp. von *Terebra*, *Nassa*, *Clanculus*, *Natica*, *Turbonilla*, *Latiaxis*, *Sistrum*, *Oxynoe*, *Marginella*, *Purpura* je eine und *Siphonaria* 2. Smith hatte gleich einen Nachtrag zu liefern, den Sowerby während des Druckes neu publicirt hatte in den „Marine investigations in South Africa", und zwar n. sp. *Pleurotoma* 6, *Mangilia* 1, *Conus* 3, *Cypraea* 1, *Nassa* 2, *Cancillaria* 1, *Epidromus* 1, *Scala* 1, dazu 19 bekannte Formen, die bisher noch nicht vom Cap registrirt waren. Das laufende Jahr 1904 veranlasste Smith bereits abermals, einen Katalog von der gleichen Gegend zu verfassen, und zwar von der ganz beschränkten Localität Port Alfred, an der ein Officier einige Monate fleissig gesammelt hat. Der Autor schätzt die Zahl der Arten dieses beschränkten Strandes auf 450, wobei er wieder eine lange Reihe Novitäten bringt: *Drillia* 4, *Clathurella* 1, *Glyphostoma* 1, *Mangilia* 1, *Ancilla* 2, *Fusus* 1, *Terebra* 1, *Marginella* 5, *Purpura* 5, *Nassa* 1, *Bullia* 1, *Natica* 2, *Rissoina* 1, *Rissoa* 2, *Eulima* 2, *Eulimella* 1, *Turbonilla* 2, *Trifora* 3, *Ethalia* 1, *Cynisca* 1, *Retusa* 1 und die Amphibolide *Ampullarina* 1, die gleich mit hier stehen mag. Weitere vergleichende Ausblicke werden nicht gegeben.

Unter den Valdivia-Gastropoden von Südafrika fand v. Martens einige neue (*Euthria pura*, *Nassa circumtexta*, *Ancillaria hasta*, *Liotia bicarinata*, *Cyclostrema semisculptum*, dazu einige neue Varietäten). Wiederum giebt er eine Liste, zwar nicht von allen, doch von den charakteristischen südafrikanischen Arten. Eine scharfe Grenze existirt weder im Westen am Cap der guten Hoffnung, noch im Osten an der Algoabai, Arten von *Cominella*, *Bullia* und *Patella* namentlich gehen beiderseits darüber hinaus. Doch macht sich die Algoabai als Abschluss bemerklich für die ebenso charakteristischen Arten von *Cypraea*, *Trochus* und *Phasianella*. Andere Arten gehen noch an der Natalküste entlang, wo allerdings die tropisch-indische Fauna vorwiegt und auch die für das Mangle-Dickicht bezeichnenden Formen, wie *Potamides decollatus*, auftreten. Südlich von Natal werden die indischen Arten seltener als wohl gemeinhin angenommen wird. Eine kleine Anzahl von Südafrikanern reicht noch bis Süd-Mozambique, *Tritonium vespaceum*, *Crepidula aculeata*, *Phasianella neritina*, *Patella variabilis* und *Philine aperta*. Im Westen scheint Deutsch-Südwestafrika noch die südafrikanische Fauna zu beherbergen, in der Grossen Fischbai dagegen überwiegen die tropisch-westafrikanischen Formen, *Clavatula subspirata*, *Xenophora senegalensis*, *Natica maroccana*, *Turritella annulata*. Die Agulhasbank, von der schon früher Charakterformen bekannt waren, zeigt fast mehr Anklänge an die tropisch-indische Fauna, als an Südafrika, den Strömungen entsprechend. Eine gewisse, ziemlich nahe Verwandtschaft besteht zwischen der Gastropodenfauna von Südafrika und der des extratropischen Australiens und Neu-

Digitized by Google

seelands, auch nach Ausscheidung früherer Verwechselungen: so sind die Cominellen, die Analoga des nordischen *Buccinum*, die Phasianellen, die grossen *Haliotis* und die mannigfaltigen Patellen beiden Gebieten bis zu dem Grade gemeinsam, dass man manche der Arten in eine zusammenwerfen möchte, wenn nicht der geographische Abstand zu gross wäre (sollte man wirklich vor diesem Hinderniss Halt machen?). *Phasianella*, im Mittelmeer, Westindien und Westafrika in kleinen und selteneren Arten vertreten, wird in Südafrika häufiger und grösser, nimmt zu an der ostafrikanischen Küste und culminirt in Südaustralien. Die Gemeinsamkeit zwischen Neuholland und Südafrika, ebenso mit dem Mittelmeer, Japan und Brasilien, scheint nach Martens auf eupelagischen Larven zu beruhen *(Tritonium*-Arten, *Ranella, Cassis)*. Auch zum extratropischen Südamerika hat Südafrika Beziehungen (z. B. analoge Arten von *Bullia* an der Laplatamündung), dagegen keine zu Nordjapan, gegen die Annahme v. Schrencks.

Fischer zieht noch Tristan d'Acunha, von wo allerdings wenig bekannt ist, und die Insel St. Paul und Amsterdam hierher, Cooke die Kerguelen, die Marion- und Crozet-Inseln. Indessen kommen doch die neuesten Forschungen im antarctischen Gebiete immer mehr zu dem Schluss, dass diese Inseln dazu zu rechnen seien, daher ich sie dorthin verwies (s. u.).

7. Die indopacifische Provinz.

Keferstein rechnete noch das südafrikanische Gebiet hierher, das wir indess jetzt abgliedern und als selbstständig betrachten. Auf der anderen Seite fragt es sich, inwieweit Japan abzutrennen ist. Der ganze übrige Raum stellt einen einheitlichen Lebensbezirk dar, und, da er der Hauptsache nach in den Tropen liegt, den allerreichsten von allen. Hedley meint, dass Fischer's Schätzung der Philippinen-Fauna auf 5—6000 Arten hinter der Wahrheit zurückbleibt. Die Verbreitung der Korallenriffe scheint ein wesentlicher Factor für die Ausbildung zahlreicher Formen. Vorläufig erscheint es unthunlich, weitere Gebiete schärfer abzugrenzen, wie das Rothe Meer, den Persischen Golf, Madagascar oder einzelne Inselgruppen des Pacifics. Für die letzteren ist nach Hedley, soweit sie nicht zum alten australischen Küstengürtel gehören (s. u.), das Fehlen solcher grossen Formen charakteristisch, welche keine schwimmenden Larven haben, wie die Voluten. Es scheint also die Verbreitung durch die eupelagischen Jugendformen zum grossen Theil bestimmt und ausgeglichen zu werden. Im Grossen und Ganzen wird man eine Sammlung polynesischer Formen von irgend einem Atoll mit einer solchen von den Seychellen oder Mauritius verwechseln können.

Fischer stellt eine Liste solcher Formen auf, die von den entferntesten Punkten bekannt sind; sie haben meist ansehnliche Grösse.

Digitized by Google

Strombus floridus: Natal, Mascarenen, Seychellen, Mozambique, Rothes Meer, Ceylon, Molukken, Philippinen, Japan, Neu-Caledonien, Tahiti, Port Jackson.

Strombus gibberulus: ähnlich, ausser Japan und Australien.

Terebellum subulatum Mascarenen: Rothes Meer, Japan, Neu-Caledonien, Viti und Zwischenstationen.

Cypraea helvola: Natal, Ostaustralien, Sandwichinseln und Zwischenstationen.

Cypraea caput serpentis: Natal, Japan, Tahiti, Ostaustralien und Zwischenstationen.

Mitra literata: Natal, Rothes Meer, Sandwich, Neu-Caledonien und Zwischenstationen.

Mitra episcopalis: Mascarenen, Sandwich, Neu-Caledonien und Zwischenstationen.

Columbella mendicaria: Natal, Rothes Meer, Neu-Caledonien, Tonga und Zwischenstationen.

Ranella granifera: Natal, Rothes Meer, Nordaustralien, Tahiti und Zwischenstationen.

Nassa arcularia: Natal, Rothes Meer, Cochinchina, Neu-Caledonien und Zwischenstationen.

Fasciolaria filamentosa: Mascarenen, Japan, Neu-Caledonien und Zwischenstationen.

Parpura persica: Natal, Rothes Meer, Persischer Golf, Neu-Caledonien und Zwischenstationen.

Aehnlich *Purpura sertum, Nerita polita, N. albicilla, Conus geographus, C. mussatella, C. planorbis, C. vexillum, C. miles, C. lividus.*

Als Charakterformen nennt Cooke: verschiedene Purpuriden, *Rapana, Magilus, Rapa, Melapium, Ricinula*; *Tudicla*, verschiedene Strombiden, *Rostellaria, Terebellum, Pteroceras, Rimella*; *Cithara, Melo, Neritopsis, Stomatia.*

Hedley, der in der Ellice-Gruppe auf Funafuti arbeitete*), hat viele neue Minutien beschrieben; er meint, dass jeder Sammler täglich mindestens eine neue Art finden könne. Das bunteste Leben herrscht in der Lagune der Atolls, ausserhalb geht etwa von 50—100 m Tiefe ein noch unerforschter Reichthum an. Auch für den Indic stellt v. Martens noch eine grosse Menge kleiner Formen in Aussicht. Von den Philippinen hat erst jüngst Sowerby**) wieder eine reiche Ausbeute an Novitäten gebracht.

Die neueste Liste, die v. Martens von der ostafrikanischen Fauna zwischen Mombas und Lindi zusammenstellt, bestätigt nur die allgemeine

*) Ch. Hedley, The Mollusca of Funafuti: I. Gasteropoda. II. Pelecypoda and Brachiopoda. Memoirs of Australian Museum. III. 1899.

**) G. W. Sowerby, New Marine Mollusca from Cebu I. Philippines. Proceed. Malacol. Soc. 4. 1900. S. 126—130.

—— New species of Marine Mollusca from Cebu, Philippines. Ibid.

Digitized by Google

Anschauung. Die meisten Arten gehen ostwärts weit bis nach Indien, zu den malaiischen Inseln und der Südsee, nordwärts ins Rothe Meer, südlich bis Natal; nur ein kleinerer Theil scheint auf Ostafrika beschränkt, mit oder ohne Madagascar und Mauritius.

Die 25 neuen Prosobranchien von Bombay, deren Schalen Melvill*) beschreibt (nebst einer *Tellina*), sind Minutien, von denen kaum eine $^1/_2$ cm überschreitet, hauptsächlich aus den Familien der Solariiden, Scalariiden, Pyramidelliden und Cerithiiden. Melvill schätzt die Artenzahl des Strandes von Bombay auf 500 Species, von denen etwa 350 beschrieben sind. Das Herausfinden der Novitäten ist leicht wegen der stark ausgeprägten Eigenart der Fauna, welche sowohl von der von Karachi als von der von Ceylon stark abweicht.

Sehr viel Novitäten scheint noch der Persische Golf zu beherbergen: Melvill und Standen**) bringen viele, von 51 *Scalaria*-Arten allein 18 neue.

Das Rothe Meer hat eine ausgesprochen tropisch-indische Fauna. Man mag die bekannten Molluskenarten auf 800—1000 schätzen. Auffallend wenig davon, wohl kaum ein Dutzend, sind mit dem Mittelmeer gemein, wiewohl ganz junge Ablagerungen bei Suez einen weit stärkeren Zusammenhang zeigen, da sie viele Mediterranformen enthalten. Noch engere Beziehungen fand Sturany***) bez. der Tiefenformen (s. u.). Wichtig für die Eintheilung, bez. Geschichte des Meeres und für das, was man etwa noch an Novitäten zu erwarten hat, sind seine Ergebnisse an dem von der Pola zusammengebrachten Materiale.

Von den 294 littoralen Species sind 11 neu (*Nassa* 1, *Mangilia* 1, *Clathurella* 1, *Capulus* 1, *Eulima* 2, *Stylifer* 1, *Syrnola* 1, *Elusa* 1, *Triforis* 1, *Euchelus* 1). 23 Arten sind neu für das Rothe Meer. 15 Arten sind dem nördlichen Theil allein eigen, 4 dem mittleren, aber nur 1, der neue *Capulus*, dem südlichen. 23 Arten sind dem südlichsten Theile des Rothen Meeres und den indoaustralischen Gewässern gemein. Das Fehlen besonderer Formen im südlichsten Theil, die Beschränkung auf die nördlicheren Abschnitte, dürfte mit der von Felix aus dem Studium der fossilen Korallenriffe gewonnenen Thatsache zusammenhängen, dass der südliche Durchbruch nach dem Indic erst nach der Pliocänzeit er-

*) J. C. Melvill, New Marine shells from Bombay. Proc. Mal. Soc. London III. 1896. S. 108—116. 1 Pl.

—— A Revision of the Columbellidae of the Persian Gulf and North Arabian Sea. Journ. of Malacol. 10. 1903. S. 27—31.

—— On twenty-three new species of Gastropoda from the Persian Gulf, Gulf of Oman and Arabian Sea. Proc. Malac. Soc. 6. 1904. S. 51—60. 1 Pl.

—— On *Bertaïs*, a proposed new genus of marine Gastropoda from the Gulf of Oman. Ibid. 6. 1904. S. 61—64.

**) C. Melvill and R. Standen, The Genus *Scala* as represented in the Persian Gulf and North-Arabian Sea. Ibid. 10. 1903. S. 340—350. 1 Pl.

***) R. Sturany, Gastropoden des Rothen Meeres. Expedit. S. M. Schiff „Pola". Zoolog. Ergebnisse. 1903. 75 S. 2 T.

Digitized by Google

folgte. Vorher gehörte das Rothe Meer als Bucht zum Mediterrangebiet. Die Charakterformen haben sich also von jener Zeit her erhalten oder weiter umgebildet.

Im innern Hafen von Aden und Umgebung sammelte Shopland, theils am Ufer, theils bis 20 m dredschend, nicht weniger als etwa 800 Mollusken, die er zu einem Katalog vereinigt, lauter bekannte Arten.

8. Die japanische Provinz.

Man rechnet dazu Japan bis Nipon, Korea und ein Stück der chinesischen Küste südlich von Korea. Die Küste nördlich von Korea, die Nipon gegenüber liegt, wird von Fischer u. a. noch hierher bezogen; doch kommt hier Ortmann's Eintheilung zur Geltung; danach steht sie unter dem Einflusse der kalten Nordströmung, und Fischer selbst weist darauf hin, dass ihre Weichthiere nichts mit den japanischen zu thun haben. Freilich ist auch die Nordostküste von Nipon noch unter derselben Strömung, weshalb vermuthlich auch hier bei genauerer Gliederung ein Faunenwechsel zu verzeichnen wäre. Sonst verdankt Japan dem warmen Kuro-Siwo das Vordringen der tropisch-pacifischen Fauna, viel weiter als auf der gegenüberliegenden Westseite von Amerika.

Fischer giebt 429 Molluskenarten an, wovon etwa der dritte Theil endemisch sein soll. Nur 28 finden sich zugleich an der Küste der Mandschurei, die eben auszuschalten ist. $^3/_7$ etwa sind mit China und den Philippinen gemeinsam, $^2/_5$ sind zugleich Glieder der indopacifischen, vorwiegend der indischen Fauna. Die chinesische Küste südlich von Korea soll kaum von der japanischen zu trennen sein, was wohl auf früheren Landzusammenhang deutet.

Einige Formen finden sich auf der amerikanischen Seite, von Oregon bis Panama, wieder, wenn auch in die Exactheit aller Bestimmungen noch einiger Zweifel zu setzen ist. Fischer zählt auf

Siphonalia Kelletti, *Oliva anazora*,
Triton oregonensis, *Solarium quadriceps*,
Nassa festiva *Haliotis gigantea*,
Crepidula aculeata.

Jedenfalls gehen Gattungen wie *Siphonalia* und *Chlorostoma* quer herüber.

Einige circumpolare Formen finden sich selbst in der europäischen Fauna wieder, wie *Trophon clathratus* und *Puncturella noachina*.

Als besonders hervorragende Genera können gelten: *Fusus*, *Siphonalia*, *Columbarium*, *Hemifusus*, *Rapana*, *Chlorostoma*, *Haliotis* und namentlich *Pleurotomaria*.

Die Kenntniss der Fauna ist natürlich noch keine vollständige. Erst kürzlich hat Pilsbry eine Reihe von Novitäten hinzugefügt*). Da-

*) H. A. Pilsbry, New Japanese Marine, Land and fresh water mollusca. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia 1901. S. 385—408. 3 Pl.

Digitized by Google

runter ist besonders bemerkenswerth *Phasianotrochus*, bisher nur von Australien und Tasmanien bekannt, jetzt auch von Japan. Ebenso auffallend von dort sind *Onithochiton* und zwei Species von *Cryptoplax*, deshalb, weil die Genera bisher den Aequator nicht nach Norden zu überschreiten schienen. *Cryptoplax* ist aber ein so specifischer Bewohner der Korallenriffe, dass man wohl auf die neuerdings aufgetauchten Zweifel hinweisen kann, ob alle Riffe des südlichen Japans bereits abgestorben seien.

9. Die australisch-neuseeländische Provinz.

Hier haben in neuerer Zeit die intimeren Studien Hedley's in erfreulicher Weise zur Klärung beigetragen, auf die ich gleich zurückkomme.

Fischer und Cooke rechnen zu der Provinz das südliche, aussertropische Australien vom Swan River im Westen (32° s. Br.) bis zum Sandy Cape im Osten unter 25°, so dass im Westen die indisch-pacifische Fauna weiter hereinreicht. Der Grund liegt in der antarctischen Strömung, die im Osten stärker ist als im Westen. Die warme Strömung schwenkt bei Sandy Cape nach Osten ab, so dass die Westküste von Neuseeland beträchtlich wärmer ist als die Ostküste. Tasmanien und Neuseeland mit den umliegenden Inseln gehören dazu. Die Provinz entbehrt der Korallenriffe und hat so alterthümliche Formen aufbewahrt wie *Trigonia*. Als Specialformen können gelten *Risella*, *Struthiolaria*, *Elenchus*, *Bankivia*, *Trochocochlea*; als Formen, die eine besonders reiche Entfaltung zeigen: *Voluta*, *Cominella*, *Euchelus*, *Diloma*, *Cantharidus*, *Clanculus*, *Phasianella*, *Calcar*, *Macroschisma*, *Parmophorus*, *Haliotis*, *Patella*.

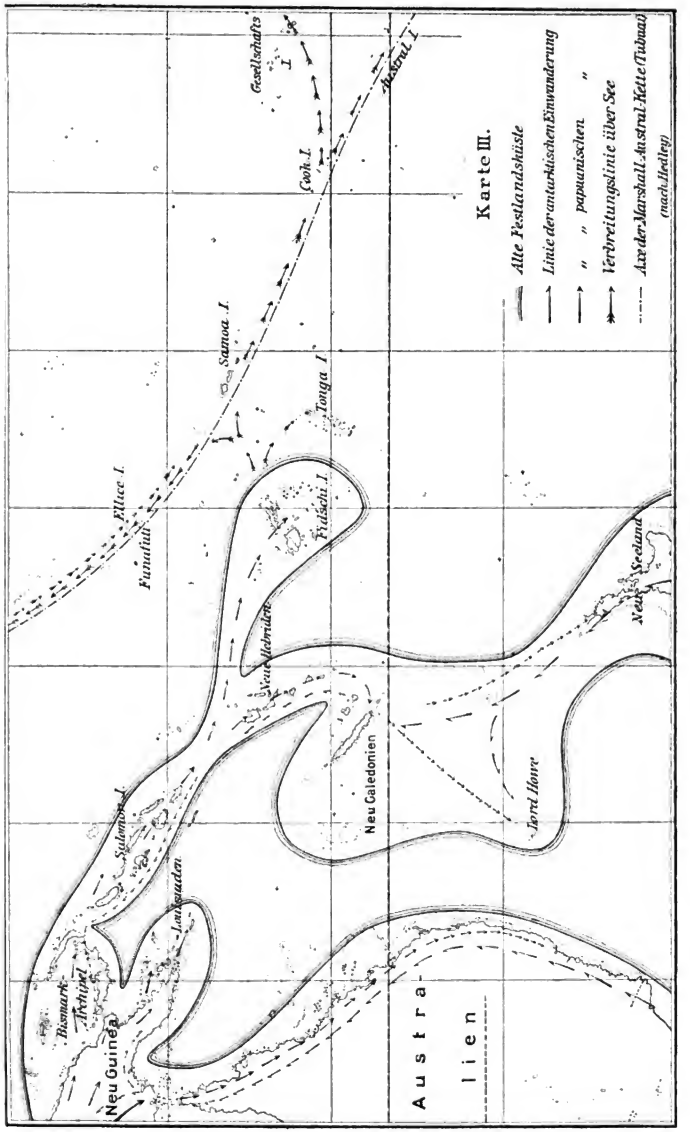
Fischer will die australische Unterprovinz in drei Bezirke gliedern, einen östlichen (Port Jackson, Sydney, Neusüdwales), einen südlichen (Spencergolf, Adelaide) und einen westlichen (Swan River und Shark Bay). Tasmanien soll zum südlichen gehören. Er giebt eine entsprechende statistische Liste.

Die neuseeländische Fauna ist auffallend von der australischen verschieden. Von ca. 400 Arten sind gegen 50 mit Südaustralien und Tasmanien gemein. Die meisten finden sich an der grossen Nord- und an der Chatham-Insel. Die Stuart-Insel hat eine schon mehr abgesonderte Fauna ausgebildet. An Auckland leben noch mehrere neuseeländische Arten, mit antarctischen gemischt. Die letzteren wiegen vor an der Campbell-Insel, deren Beziehungen nach Kerguelen und der Magellanstrasse weisen, z. B. *Patella fuegiensis* (s. u.).

Die Tertiärfauna von Neuseeland zeigt sehr nahe Beziehungen zur recenten, doch finden sich patagonische Formen darunter, zudem die jetzt an Neuseeland erloschene *Trigonia*.

Die stärkere Trennung zwischen dem südlichen Australien und Neuseeland ergiebt sich aus der Verbreitungskarte, die Hedley vom alten Landzusammenhang gegeben hat. Wir sehen da Australien noch nordwärts mit Neuguinea verknüpft, und von da zieht die Linie über den

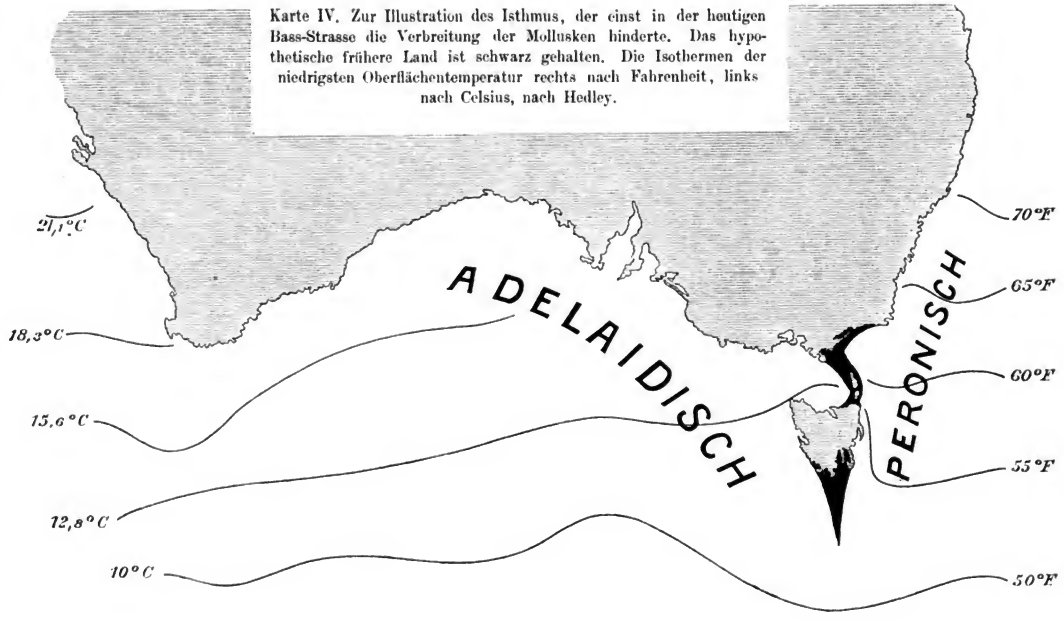
Digitized by Google


Karte III.
Alte Festlandsküste
Linie der antarktischen Einwanderung
" " papuanischen "
Verbreitungslinie über See
Axe der Marshall-Austral-Kette (Tabuai)
(nach Hedley)
Neu Guinea
Bismarck Archipel
Salomons I.
Louisiaden
Neu Caledonien
Neue Hebriden
Fidschi I.
Tonga I.
Samoa I.
Ellice I.
Funafuti
Cook I.
Austral I.
Gesellschafts I.
Neu Seeland
Nord Insel
Australien

Bismarck-Archipel, die Salomonen, Neuen Hebriden und Caledonien nach Neuseeland, unter Angliederung der Lord-Howe-Insel auf der einen und der Fidschi-Inseln auf der anderen Seite. Wir erhalten hier einen alten Festlandssaum, an dessen tropischer Küste *Nautilus* sich erhalten hat. Zugleich tritt die schärfere Trennung der übrigen Südseeinseln und deren Besiedelung hervor, woraus der Mangel grosser Formen mit directer Embryonalentwickelung sich ergab (s. o.). — Die Wege, die nach Hedley's Anschauung die Landschnecken eingeschlagen haben, kommen hier zunächst nicht in Betracht. —

Das australische Littoral theilt Hedley in vier Faunen ein, nordwestlich die Dampier'sche von der Torresstrasse bis zu den Abrolhos, nordöstlich die Solander'sche von der Torresstrasse bis zur Moreton-Bai an der Küste von Queensland, südwestlich die adelaidische und südöstlich die Péron'sche, die beiden letzten durch die Ostküste von Tasmanien getrennt. Den letzteren gilt eine besondere Untersuchung. Es zeigt sich eine sehr scharfe Scheidung; die Fauna von Melbourne lässt sich über 2250 Seemeilen nach Westen verfolgen, wo sie endlich in der tropisch-indischen aufgeht; nach Osten dagegen geht sie fast gar nicht über die Linie hinaus, welche Tasmanien über die Flinders-Insel mit Cap Wilson verbindet. So ist u. a. die charakteristische grosse *Phasianella australis* nur westwärts zu finden. Die Ursache sucht Hedley in einer Senkung Tasmaniens. Während in noch früherer Zeit eine Verbindung von hier über den Südpol gegangen sein soll, mochte Tasmanien etwa im früheren Pliocän (s. u.) mit Australien zusammenhängen, von dem es ja nur durch die flache Bassstrasse geschieden ist, und andererseits etwa, um seinen eigenen Durchmesser vergrössert, weiter nach Süden ins Meer hinausragen. Dadurch würde sich die Faunenscheidung in ähnlicher Weise erklären, wie etwa an den Küsten von Columbien. Eine Kartenskizze (Karte IV) veranschaulicht die Parallele. Die Trennung spricht sich schärfer aus bei den alterthümlichen Diotocardien, als bei den Monotocardien. Namentlich würde da die Temperatur mitsprechen. Wir sind an der Grenze des Warmwassergebietes, und da zeigt sich, dass die Isothermen von 55° und 60° F. sich an der Ostseite viel mehr einander nähern, als im Westen von der Bassstrasse. Die Temperaturunterschiede wirken nach Dall viel schärfer bei den Formen kalter und gemässigter Zonen, als bei denen des warmen Wassers. Dazu sollen die vorherrschenden Westwinde ihren Einfluss äussern. Dafür, dass die Monotocardien sich leichter verbreiten, muss man wohl die eupelagischen Larven so vieler verantwortlich machen, die, als eine Neuerwerbung, den Rhipidoglossen zu fehlen scheinen. Aus der Liste Hedley's seien einige Charakterformen angeführt.

Digitized by Google



Karte IV. Zur Illustration des Isthmus, der einst in der heutigen Bass-Strasse die Verbreitung der Mollusken hinderte. Das hypothetische frühere Land ist schwarz gehalten. Die Isothermen der niedrigsten Oberflächentemperatur rechts nach Fahrenheit, links nach Celsius, nach Hedley.

Digitized by Google

Peronisch	Adelaidisch
Haliotis cocoradiata, Brazieri,	*albicans, excavata, tricostalis, Emmae,*
Liotia clathrata,	*mayana, australis,*
Calliostoma speciosum	*Legrandi, Meyeri,*
Clanculus omalomphalus, floridus, clangulus,	*Yatesi, Dunkeri, maxillatus, limbatus, flagellatus,*
Turbo exquisitus,	*Gruneri, Jourdani,*
Turritella Gunni, sinuata,	*australis,*
Cassis nana,	*fimbriata,*
Trophon speciosus, laminatus,	*eburneus,*
Typhis philippensis	*Yatesi,*
Murex acanthopterus,	*umbilicatus, planiliratus,*
Cominella filicea,	*costata, alveolata,*
Astele scitulum,	*subcarinata,*
Cantharidus decoratus,	*conicus, irisodontes, bellulus, Lehmanni,*
Siphonalia maxima,	*tasmanica,*
Lotorium parkinsonianum,	*verrucosum,*
Voluta mamilla, magnifica, marmorata, punctata, Brazieri,	*papillosa, fugetrum,*
Terebra venilia,	*ustulata, albida.*
Potamides; Caecum.	

Bezeichnend für die peronische Fauna mögen etwa sein Arten von *Callomphala, Calcar, Glycymeris, Trigonia* —, für die adelaidische *Lucapinella, Macroschisma, Phasianella, Turritella, Cypraea, Fusus.*

Von besonderem Interesse sind wohl die Ergebnisse, welche Hedley die Bearbeitung des Fischdampfers „Thetis" lieferte, unter Hinzunahme anderer Dredschzüge. Schon die grobe Fischerei in einer Tiefe von nur 30—150 m lieferte eine Menge Arten, die theils neu sind, theils mit tertiären australischen übereinstimmen. Die bekannten Formen leben entweder in breiterer Zone bis zum Strande herauf, oder aber sie gehören der Strandfauna von Tasmanien an. Aus dem australischen Tertiär haben sich erhalten *Trigonia margaritacea* var. *acuticostata, Nucula obliqua, Limopsis Tenisoni, Sarepta obolella.* Die eocäne *Dimya sigillata* entspricht der recenten *D. corrugata* u. s. w. Die genaueren Folgerungen würden darauf hinauslaufen, dass das Eocän von Victoria der Fauna, die jetzt in 200 m (100 Faden) lebt, entspricht, dass aber die unveränderten Formen jetzt etwa 7° weiter nördlich leben, worunter wohl die Strandformen gemeint sind. Es soll eben auch in Australien im Eocän wärmer gewesen sein als jetzt. Die Schlüsse passen vorzüglich zur Pendulationstheorie (s. u.).

Die Novitäten sind zahlreich, ein neues Rissoidengenus *Epigrus* darunter. Die neue *Purpura sertata* ist in mehrfacher Hinsicht interessant: einmal lebt sie nicht, wie die Gattungsgenossen, in der Strandzone, sondern in 180 m Tiefe, sodann hat sie einen typischen *Sinusigera*-Apex,

Digitized by Google

woraus wohl folgt, dass entweder die Larve an die Oberfläche steigt und eupelagisch lebt, oder dass die an der Oberfläche gewonnene Larvenform unverändert in der Entwickelung innerhalb der Eikapsel beibehalten wird. Der isolirte Fundort der Art spricht wohl für die zweite Annahme, wofür sich auch Parallelen wahrscheinlich machen liessen.

Bemerkt mag noch werden, dass uns Tate als letzte Leistung einen revidirten Katalog der tasmanischen Fauna hinterlassen hat, so wie wir gleichzeitig Suter eine Neubearbeitung der Hutton'schen Liste von Neuseeland verdanken*).

10. Die alēutische Provinz.

Bei der noch fehlenden amerikanischen Fauna wird im Norden auf der pacifischen Seite mindestens eine ebenso begangene Brücke geschlagen, wie auf der atlantischen. Auf der amerikanischen Seite wird die Küste vom Cap Avinof bis zur Juan-de-Fuca-Strasse dazu gerechnet. Sie geht durch die Alēuten hinüber nach der Südspitze von Kamtschatka, durch die Kurilen nach Sachalin und umfasst noch Yesso und das ganze gegenüberliegende Littoral des asiatischen Continents. *Trichotropis borealis* und *Rissoa divaricata* sind ganz bekannte Erscheinungen, charakteristischer sind die Arten von *Chrysodomus, Volutharpa, Buccinum, Tectura, Scurria.* Der riesige *Cryptochiton Stelleri* hat hier seine Heimath. Neuerdings meldet v. Wissel**) die sehr auffällige Verbreitung eines Polyplacophoren: *Ischnochiton fructicosus Gould* lebt einerseits an Neuseeland und den Chatham-Inseln, andererseits auf Bare Island, einer kleinen Insel zwischen Vancouver und dem amerikanischen Festland, auf der Grenze zwischen dieser Provinz und der nächsten.

11. Die californische Provinz.

Die ganze Küste von Vancouver bis zum Cap S. Lucas steht noch unter dem Einfluss einer kalten Nordströmung; daher kann man die Fauna als einheitlich fassen, während der Meerbusen von Californien mit wärmerem Wasser den Tropenformen zugänglicher ist. Man kann drei Unterbezirke aufstellen, von Oregon, Californien und Nieder-Californien, mit immer stärkerer Abnahme der Nord- und Zunahme der subtropischen Mollusken. So gehen einige arctisch-circumpolare Arten bis Vancouver und Oregon: *Natica clausa, Lacuna vincta, Margarita helicina.* Charaktergenera für den nördlichen Bezirk sind etwa *Argobuccinum, Zizyphinus, Chlorostoma, Tectura, Scurria,* für den mittleren *Purpura, Monoceros, Am-*

*) H. Suter, List of the Species described in F. W. Hutton's Manual of the New Zealand Mollusca, with the Corresponding Names used at the Present time. Transact. New Zealand Instit. 34. 1901. S. 207—224.

R. Tate and W. L. May, A revised census of the marine mollusca of Tasmania. Proceed. Linn. Soc. New South Wales. 1901. S. 344—471. 5 Pl.

**) C. v. Wissel, Pacifische Chitonen. Zoolog. Jahrb. Abtheilg. f. System., Geographie u. s. w. XX. 1904. S. 591—676.

Digitized by Google

phissa, *Norrisia*, für den südlichen *Olivella*, *Chorus*, *Macron*, *Pseudoliva*, *Trivia* und *Haliotis*.

Die Beziehungen der californischen Provinz zur entsprechenden atlantischen Seite des Continents sind ausserordentlich gering, trotzdem während der Miocänzeit eine offene Verbindung herüberging. Nicht eine einzige Species kommt beiderseits vor, als nahe verwandt und vicarierend können etwa gelten: *Natica Lewisi* und *Nassa mendica* auf der pacifischen, *Natica heros* und *Nassa trivittata* auf der atlantischen Seite. Je weiter nördlich, um so mehr gemeinsame Elemente machen sich geltend, die aber von der circumpolaren Fauna stammen.

12. Die panamische Provinz.

Sie wird gerechnet vom californischen Golf bis Payta im nördlichen Peru unter 5° s. Br. Während in den sechziger Jahren die californischen Mollusken auf ca. 500 geschätzt werden, erhob sich die Zahl der tropischen Provinz schon damals auf ca. 1350, jetzt auf 1500. Von 708 Mollusken des californischen Golfs erreichen nach Fischer 439 den Golf von Panama und 117 die Küste von Südamerika. Im Ganzen besteht eine grosse Differenz gegen die indopacifische Fauna, trotzdem keine Barrière da zu sein scheint (s. u.). Auch die Beziehungen zur caraibischen Fauna auf der atlantischen Seite erstrecken sich, wie es scheint, in wenigen Fällen bis zur Identität der Species, was bei der längeren Trennung (seit dem Miocän!) nicht Wunder nimmt. Doch giebt es eine Reihe vicarierende Arten, von denen Fischer die folgende Liste anführt:

Panamische Provinz	Caraibische Provinz
Cypraea cervinetta	*exanthema*,
Marginella sapotilla	*prunum*,
Cassis abbreviata	*inflata*,
Solarium	*granulatum*,
Columbella	*cribraria*,
Natica Chemnitzi	*maroccana*,
Hipponyx panamensis	*antiquatus*,
Crepidula	*unguiformis*,
Fissurella	*barbadensis*.

Von Charaktergattungen giebt Cooke an: *Conus*, *Pleurotoma*, *Terebra*, *Murex*, *Purpura*, *Oliva*, *Northia*, *Cantharus*, *Columbella*, *Anachis*, *Cypraea*, *Strombus*, *Cerithium*, *Caecum*, *Crepidula*, *Crucibulum*, *Vitrinella*.

v. Martens zieht neuerdings einige allgemeine Schlüsse*):

Unter den Meeresconchylien der Westküste des tropischen Amerikas lassen sich im allgemeinen zwei faunistische Elemente unterscheiden: die einen sind der Westküste eigenthümlich und gänzlich verschieden von

*) v. Martens, Die Meeresconchylien der Kokos-Insel. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1902. S. 37—141.

Digitized by Google

denen des Atlantischen Oceans und auch von denen der Indics und Polynesiens. Sie reichen mindestens in Gattungen und Untergattungen weit nach Süden, z. Th. bis zur Magellansstrasse, gehen aber nach Norden kaum über Californien hinaus, machen vielmehr in Nordwest-Amerika mehr und mehr einer dem nördlichen Japan, Kamtschatka und Alaska gemeinsamen Fauna Platz, z. B. *Monoceros* und *Scurria*. Das zweite Element bildet eine Anzahl von Arten, welche der auf der atlantischen Seite im caraibischen Meere und an der Küste Brasiliens äusserst ähnlich sind. Beispiele davon sind:

Pacifisch	Atlantisch
Purpura patula L.	*P. patula* L.
Marginella sapotilla Hinds.	*M. prunum* Gm.
Cassis abbreviata Mke.	*C. granulata* Born.
Oliva aranosa Lam.	*O. reticularis* Lam.
Fasciolaria princeps Sow.	*F. gigas* Gm.
Melongena patula Sow.	*M. fasciata* Schum.
Pollia sanguinolenta Ducl.	*P. auritula* Bolten.

Bei genauem Zusehen sollen doch auch die identischen Arten beider Küsten feine Unterschiede zeigen, welche dem Kenner die Herkunft verrathen (Fischer).

Im Allgemeinen fällt an der panamischen Provinz trotz ihres tropischen Reichthums das Zurückstehen gegen die indopacifische Fauna auf, und es kommt im Grunde weniger auf die Aufzählung des vorhandenen Bestandes an, als auf die fehlenden Gattungen oder die Abnahme der Artenzahl. In dieser Hinsicht hat für Südamerika v. Jhering wichtige Studien gemacht, auf die wir am Schlusse der Besprechung des Continents eingehen müssen.

Von den Galapagos geben Pilsbry und Vanatta neuerdings ein Verzeichniss der littoralen Mollusken, die an Albemarle und Narboro gesammelt wurden, von wo bisher nur 3 bekannt waren. Die ausführlichste Arbeit über die Galapagos von Stearns umfasst 267 Species, die zuvor genannte 102, von denen 25 in der vorigen fehlen. Es ist noch viel zu erwarten, da die Minutien bisher wenig beachtet wurden. Die meisten Beziehungen weisen nach Centralamerika, sehr viel weniger auf die südamerikanische Küste.

Von der Cocos-Insel zählt v. Martens 24 Meeresconchylien auf, von denen *Siphonaria gigas, Purpura patula, Fissurella virescens* und *Chiton Goodalli* eine stattliche Grösse erreichen, Beweis genug, dass sie gegenüber den Verwandten an der amerikanischen Küste durchaus nicht verkümmert erscheinen. $^6/_7$ von ihnen kommen auch an der Westküste Centralamerikas vor, $^2/_3$ an den Galapagos; letzteres ist insofern von Belang, als die Landschnecken beider Eilande keine Verwandtschaft zeigen. Am auffallendsten ist das Vorkommen von *Acmaea striata*, die sonst nur von den Molukken und Flores bekannt ist.

Digitized by Google

13. Die peruanische Provinz.

Die Südgrenze wird etwas verschieden angegeben: Fischer's Karte verschiebt sie etwa bis zum 41.° s. Br., Cooke nimmt Concepcion unter 37° an. Der kalte Humboldtstrom verändert die Lebensbedingungen nach Süden eben immer stärker. Aber die ganze Provinz steht unter der Herrschaft dieser Strömung, und der Unterschied gegen die panamische wird durch die Statistik scharf ausgedrückt: 1500 Arten gegenüber wenig mehr als 200.

Zu den Charaktergattungen gehören etwa *Cancellaria*, *Columbella*, *Monoceros*, *Trochita*, *Fissurella* und namentlich die monotype *Concholepas peruviana*. Verschiedene californische Genera, die in der panamischen Provinz fehlen oder doch spärlich vorkommen, treten in Chile wieder hervor, *Scurria*, *Tectura* und *Chlorostoma*.

Ein höchst auffallender Zug ist der Schalenmelanismus bei *Trochus*, *Turbo*, *Mitra* und *Pleurotoma*, der in Speciesnamen, wie *nigerrimus*, *ater*, *maurus*, *maestus*, *funebralis*, *tristis*, *luctuosus*, *lugubris* zum Ausdruck kommt (s. u.).

Auffällig ist ferner die scharfe Trennung von der Ostküste des Continents, die so weit geht, dass kaum eine Vorderkiemerart beiden Seiten gemeinsam ist. Nach Fischer gehören die Molluskenarten beider Seiten, also Peru und Nordchile auf der einen, Brasilien, Argentinien und Nordpatagonien auf der anderen, zu 110 Gattungen, von denen 55 gemeinsam, 34 nur pacifisch und 21 nur atlantisch sind. Ob die übliche Erklärung, die pacifische Steilküste und den atlantischen Sandstrand für die grosse Differenz verantwortlich zu machen, genügt, mag dahingestellt bleiben (s. u.).

Von Juan Fernandez macht Plate*) einige Angaben. Die Gezeitenzone, nur $^1/_2$ m mächtig, ist sehr arm an Arten, aber reich an Individuen. Anders von ca. 5 m an. Die Mollusken führen zu der Annahme, dass die Besiedelung von Nord-Chile oder Peru aus erfolgt ist, nicht von Süd-Chile. Freilich bleiben die Unterschiede noch sehr gross. Für die erwähnte Festlandküste nimmt er als charakteristisch: a) grosse Chitonen, b) Trochiden und c) Fissurellen, d) *Patella zebrina*, e) grosse Calyptraeen, f) *Monoceros*-Arten, g) *Littorina peruviana*, h) Siphonarien und i) gewisse Mytiliden. Bei Juan Fernandez fehlen davon ganz c, e, beinahe f, h. Die anderen sind vertreten durch kleine Chitonen, einen kleinen *Trochus*, durch *Patella clathratula*, die sich mehr an *Patella undatolirata* von den Sandwichinseln anschliesst, und durch *Littorina mauritiana*, die am Festlande fehlt, sonst aber bei Mauritius weit verbreitet ist. Die Mytiliden sind andere: ein paar *Vermetus*-Arten kommen dazu, die in Chile noch fehlen; eine *Chama*-Art ist fast identisch.

Die Südspitze Amerikas steht in nächster Beziehung zur Antarctis (s. u.).

*) L. Plate, Zur Kenntniss der Insel Juan Fernandez. Verhandl. Gesellsch. f. Erdk. Berlin. 1896. S. 221—229.

Digitized by Google

14. Die transatlantische Provinz.

Verfolgen wir jetzt die Ostseite Amerikas in derselben Richtung von Norden nach Süden, so finden wir im Cap Cod (Massachussetts) eine scharfe Grenze gegen die boreale Provinz, so zwar, dass von 110 Mollusken, die Gould an der Küste von Massachussetts südlich von Cap Cod sammelte, nur 50 nördlich darüber hinaus gehen. Viele dagegen reichen bis Florida, wo die Antillenfauna sich beimischt (Fischer). Vom Cap Cod bis zur Südspitze Floridas reicht also die transatlantische Provinz, die Woodward als pennsylvanische bezeichnete und Forbes durch Cap Hatteras in eine virginische und eine carolinische zerlegen wollte. Der Bestand ist mässig genug: von 275 Arten, die Gould und Binney (Invertebrata of Massachussetts) aufzählen, sind 59 britisch, d. h. von 159 Gastropoden 37.

Zu den Charaktergattungen gehören *Urosalpinx*, *Eupleura*, *Fulgur*, *Ptychatractus*, *Nassa*, *Crepidula*. *Littorina littorea* scheint erst 1857 von Europa aus nach Neuschottland eingeschleppt zu sein, hat sich aber in den S.-Lorenz-Golf und südlich bis Newhaven mit solcher Energie ausgebreitet, dass sie die einheimische *L. pallida* verdrängt hat.

15. Die caraibische oder westindische Provinz.

Die Korallenriffe, die an der Nordküste von Cuba, südlich von Florida und an den Bahamas ihr Maximum erreichen, aber auch an den Bermudas nicht fehlen, bedingen allein schon wieder tropischen Reichthum; die Provinz umfasst also die Antillen, den mexicanischen Golf und die Küste von Südamerika bis zum Wendekreis hinunter nach Rio, wo der warme Brasilstrom der Tropenfauna auf der atlantischen Seite ein viel weiteres südliches Vordringen gestattet, als es auf der Westseite möglich ist. Auch die Süsswassermassen des Amazonas bedingen zwar eine Unterbrechung, setzen aber keine Grenze. Ein besonderer brasilianischer District ist in keiner Weise abgegrenzt, Brasilien ist der Hauptsache nach von Westindien aus versorgt, ein wenig (s. u.) auch von Süden her (v. Jhering).

Der westindischen Fauna wird von Dall ein noch grösseres Areal zugesprochen. Mit Ausnahme eines schmalen Streifens kälteren Wassers an der Küste von Georgia erstreckt sie sich vom Cap Hatteras bis zur Laplatamündung, wenn sie auch nach Süden immer mehr verarmt, wie auf der anderen Seite die Panamafauna vom Point Concepcion in Californien bis zur Bai von Guayaquil reicht. Die Thatsache, dass die westindische Molluskenfauna durch das Süsswasser des Amazonenstromes zwar unterbrochen, aber nicht begrenzt wird, beweist, dass sie älter ist als dieses Flusssystem (s. u.).

Wenn man auch auf dieser Seite Centralamerikas die Zahl der Mollusken auf mehr als 1500 schätzen darf, also ähnlich wie in der panamischen Provinz, so wird doch die Masse der indopacifischen Fauna in keiner

Digitized by Google

Weise erreicht; selbst die Korallenbewohner bleiben an Mannigfaltigkeit zurück, und die Sonderformen unter den Gattungen sind beschränkt.

Wieder taucht hier *Pleurotomaria* auf, die so lange für ausgestorben galt. Zu den Charaktergattungen gehören *Murex, Purpura, Melongena, Latirus, Marginella, Strombus, Triton, Cerithium, Littorina, Nerita, Scalaria. Melongena*, als Subgenus von *Pirula*, ist jetzt specifisch amerikanisch auf beiden Seiten des Isthmus, war fossil aber auch aus Europa bekannt.

Andere Beziehungen zu Panama und zu Westafrika s. o.

Höchst auffällig ist die Thatsache, dass eine Anzahl Prosobranchien von den Antillen artlich identische oder ganz nahestehende Vertreter im Indischen Ocean oder im Mittelmeer haben; die verschiedenen Vertreter von *Triton* habe ich bereits oben namhaft gemacht (S. 709). Es kommen noch verschiedene hinzu, geradezu als identisch, nämlich *Cassis tuberosa. Dolium perdix, Ficula reticulata* (und *Bulla physis*). Ebenso lebt *Dolium galea* im Mittelmeer so gut wie an den Antillen und der brasilianischen Küste. Fischer findet gar keine Lösung für die Uebereinstimmung zwischen Antillen und Indic, weil die betreffenden Formen auf der amerikanischen Westseite ganz fehlen. Ich habe umgekehrt bereits auf die durch den Indic und Atlantic wandernden Larven aufmerksam gemacht. Weiteres s. u.

16. Die argentinische Provinz.

Den früheren Namen der patagonischen Provinz ändert Cooke mit Recht in den der argentinischen, da grössere Theile Patagoniens zur magellanischen gehören. Die Provinz umfasst die südlichste Küste von Brasilien und reicht bis zum Cap Melo, in 40° s. Br., nach v. Jhering bildet der Rio Negro die Grenze, die der Laplatamündung hat nur auf die allerjüngsten Formen einzuwirken vermocht.

Die Fauna, durch d'Orbigny und Darwin untersucht, ist doch nur unvollkommen bekannt. Von 79 Arten des nördlichen Patagoniens sollen 51 endemisch sein, 27 an Uruguay und Brasilien vorkommen. Von 37 Mollusken bei Maldonado sind 8 specifisch, 10 mit dem nördlichen Patagonien gemein, 2 mit Rio und 17 weiterhin mit Brasilien. Von ihnen gehen 8 bis zu den Antillen. Bei Bahia blanca sind 3 Oliven, 2 Voluten und 1 *Terebra* am gemeinsten (Fischer). Cooke nennt als Charaktergattungen *Oliva, Olivancillaria, Voluta, Bullia, Crepidula*. Wichtiger scheinen wieder die Genera, die der Fauna fehlen, und die Beziehungen zu den reichlichen Ablagerungen jüngeren Alters, auf die v. Jhering hingewiesen hat (s. u.).

17. Die magellanische und die antarctische Provinz.

Das Südende von Südamerika zeigt die meisten Beziehungen zur Antarctis, weshalb es dieser Provinz zugetheilt werden mag. Die faunistische Bestimmung hat sich inzwischen klarer herausgestellt durch

Digitized by Google

die letzten Südpolarexpeditionen, deren Untersuchung freilich noch im Gange ist. Ich folge den Resultaten, die Pelseneer theils durch eigene Untersuchung, theils durch Combination gewonnen hat. Dabei kommt zugleich die Frage nach einer circumaustralen oder subantarctischen Provinz, die der circumborealen gegenüberstehen würde, zur Sprache. Sie wird verschieden beantwortet, wie es die geringere Küstenentwickelung nach dem Südpol mit sich bringt.

Für Südamerika hat v. Jhering insofern besonders Wünschenswerthes geleistet, als er die recente Littoralfauna mit der fossilen aus jüngeren Ablagerungen verglichen hat. Die rein geologische Seite des Problems, d. h. das relative Alter der verschiedenen Schichten, die bisher mannigfach durcheinander geworfen wurden, interessirt uns hier weniger als das Auftreten fossiler Formen in der Gegenwart und die sich daraus ergebenden Verschiebungen und Wanderungen.

α) Der magellanische District.

Die Südspitze Amerikas wird, der kalten Strömung entsprechend, so abgegrenzt, dass die östliche Marke, Cap Tres Puntas, südlicher liegt als die westliche, die etwa bei Concepcion angenommen wird. Je weiter nach Süden, um so üppiger entwickelt sich an der freien Küste und in den Meerengen zwischen den Inseln der Riesentang, Macrocystis, und um so robuster werden die Mollusken, nicht nur in besonderen Formen, sondern auch so, dass dieselben Arten, die weiter nach Norden gehen, an Umfang zunehmen. Die Voluten erreichen hier nicht nur, wie in Südaustralien, ein Maximum der Artenzahl, sondern die *Voluta magellanica* ist noch dazu die grösste bekannte Species. Der Tang wird zudem von zahlreichen Formen als Unterlage benutzt, theils zum Festsetzen, theils zum Kriechen.

Als Charaktergenera können gelten *Euthria, Voluta, Monoceros, Photinula, Patella (Chiton, Modiolaria, Mallctia* und *Malinia,* bez. *Mactra).*

Arctische Gattungen, die in den Zwischengebieten fehlen, treten hier wieder auf: *Trophon, Buccinum, Margarita, Puncturella, Buccinopsis, Admete (Astarte, Cyamium).*

Eine Liste der Magellan- und Falklandmollusken s. bei Fischer.

v. Jhering's Deductionen*) laufen etwa auf das Folgende hinaus:

Bezeichnend für die recente Fauna des magellanisch-patagonischen Districts ist das Fehlen einer Anzahl von Familien: Fasciolariiden, Turbinelliden, Harpiden, Coralliophiliden, Coniden, Cassididen, Doliiden, Cypraeiden, Lamellariiden (wiewohl Fischer eine *Lamellaria antarctica*

*) H. v. Jhering, Zur Kenntniss der südamerikanischen *Voluta* und ihrer Geschichte. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. 1896. S. 93—99.

—— Os Molluscos marinos do Brazil. I. Arcidae. Mytilidea. Revista do Museo Paulista. 1897. S. 73—113.

—— Os Molluscos dos terrenos terciarios da Patagonia. Ibid. S. 217—382.

—— Die Conchylien der patagonischen Formation. N. Jahrb. f. Mineral. u. s. w. 1899. S. 1—46.

Digitized by Google

anführt), Vermetiden, Strombiden, Planaxiden, Neritiden, Haliotiden (Myiden, Gostrochaeniden, Scrobiculariiden, Trigoniiden, Tridacniden, Vulselliden, Anomiiden).

Dieselben Familien fehlen in der recenten Fauna von Chile auch mit Ausnahme der Scrobiculariiden; dagegen hat das Tertiär von Chile eine Reihe von Formen, die von Norden aus den Tropen eingewandert sein müssen: *Cypraea, Conus, Cassis, Pirula, Vermetus, Nerita, Chenopus, Sigaretus (Anomia).* Im Tertiär von Argentinien leben dieselben Genera, die sich heute daselbst finden, nebst einigen dazu, die jetzt antarctisch sind; dagegen fehlen Strombiden, Harpiden, Cypraeiden, Coniden u. s. w.

Die Voluten zeigen folgende Verhältnisse:

Die pacifische Küste hat jetzt gar keine echten Voluten mehr, während Philippi im chilenischen Tertiär zahlreiche nachwies, deren systematische Stellung innerhalb der Familie von Dall und Jhering nicht ganz gleichmässig beurtheilt wird. Brasilien hat jetzt 3, davon geht eine *(V. musica)* bis zu den Antillen, eine zweite *(V. hebraea)* bis Westafrika. Von Rio Grande do Sul bis zur Magellanstrasse tritt die Form *Cymbiola* auf (= *Scaphella* Dall), die auch auf der pacifischen Seite vorkommt. Diese Form, unter Verkürzung und Grössenzunahme entstanden, ist somit eine magellanische Schöpfung.

Es fehlt nicht ganz an Beziehungen des patagonischen Tertiärs zum europäischen im Pariser Becken (*Cucullaea, Pectunculus*). In früher Tertiärzeit wurde dann Südamerika isolirt und blieb es bis zum Beginne des Pliocäns. Während der Zeit fand naturgemäss eine Sonderentwickelung statt. Die chilenische Seite stimmt dabei so weit mit der patagonischen überein, dass 24% der Arten in der patagonischen Formation und 20% in der von Sta. Cruz sich bei Navidad in Chile wiederfinden. Die Santa-Cruz-Formation hat nach Zittel mehrere Arten mit dem Tertiär von Neuseeland gemein. *Struthiolaria* ist im magellanischen Districte inzwischen erloschen, hat sich aber bei Neuseeland gehalten. Die Species von *Voluta, Trophon, Turritella, Natica, Venus, Cytherea* u. s. w., die jetzt in Südpatagonien und im Magellangebiete wohnen, sind directe Nachkommen tertiärer Genera in den gleichen Gebieten. Bei anderen ist zwar ein ebensolcher Zusammenhang zwischen frühem Tertiär und Gegenwart vorhanden, doch so, dass die Verschiedenheit der Sectionen oder Subgenera verschiedenen Ursprung andeutet. Der typischen *Arca* von Sta. Cruz steht die recente *Lissarca* zugleich von Neugeorgien und den Kerguelen gegenüber, die mithin aus der Antarctis stammt. Früher grosse, robuste Herzmuscheln, jetzt nur kümmerliche. Familien, die bereits im Tertiär vorhanden waren, aber später verdrängt und verschoben wurden, sind Cardiiden, Cerithiiden und Fissurelliden. Die Gattungen *Purpura, Monoceros, Concholepas* (und *Mulinia*) waren im chilenischen Tertiär vorhanden, wanderten aber später nach dem magellanischen District.

Im Ausgange der Tertiärzeit oder erst im Pleistocän wanderten antarctische Arten ein. Die reiche magellanische Fissurellenentwicke-

Digitized by Google

lung der Gegenwart kann nicht auf die eine kümmerliche patagonische Tertiärform zurückgeführt werden, zumal sie im Tertiär von Chile ganz fehlt; ebenso sind *Acmaea, Patella, Gadinia, Siphonaria, Bullia* erst nachher aufgetreten, wie denn manche von ihren Arten weite antarctische Verbreitung haben. Littorinen fehlen jetzt ganz, ausser *Laevilittorina caliginosa*, die denn auch mit Gattungsgenossen wieder an Neugeorgien und den Kerguelen auftritt. *Siphonaria* und noch mehr *Bullia* gehen an beiden Küsten Südamerikas in identischen Arten ziemlich weit hinauf, westlich weiter als östlich, der Isotherme entsprechend, sie fehlen aber an der Südspitze, was wohl so erklärt werden kann, dass sie von Süden kamen, aber schliesslich durch zu niedrige Temperatur ausgelöscht wurden. Dass früher im patagonischen Tertiär ein weit wärmeres Klima herrschte, wird bewiesen durch die Anwesenheit von *Ficula* und *Perna* (nebst dem Schildigel *Scutella*), wie auf der chilenischen Seite durch die tertiären *Conus, Mitra, Oliva, Terebra* (*Lucina, Aricula*). Weiteres s. u.

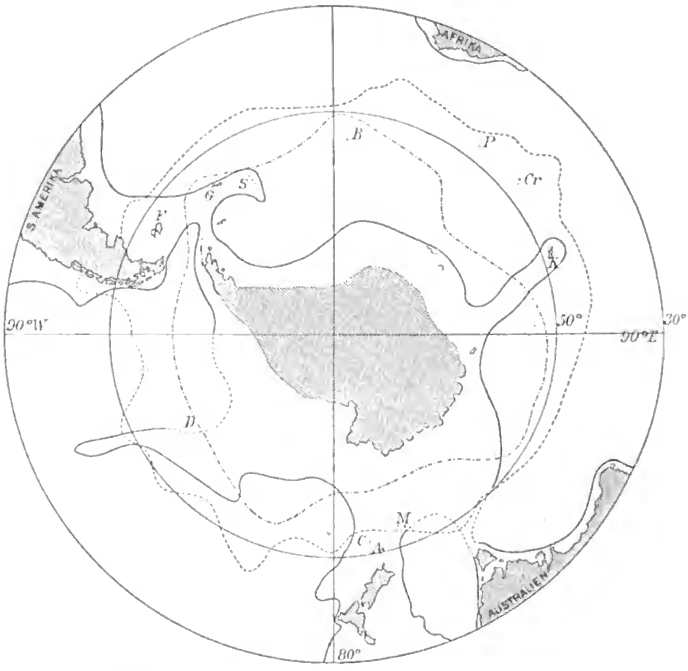
β) Die Antarctis.

Von der belgischen antarctischen Expedition beschreibt Pelseneer zunächst 26 magellanische Arten (4 Placophoren, 13 Schnecken, vier Muscheln), dann wendet er sich den antarctischen zu. Darunter sind vier littorale Species mit 3 Novitäten (*Laevilittorina* 2, *Cyamium* 1, *Tergipes* 1), 29 Grundbewohner (fondicoles) mit 25 Novitäten (*Leptochiton* 1, *Pronomonia* 1, *Paramenia* 1, *Scissurella* 1, *Tharsis* 1, *Margarita* 1, *Cyclostrema* 3, *Circulus* 1, *Capulus* 1, *Rissoa* 3, *Sipho* 1, *Leda* 2, *Bathyarca* 1, *Adacnarca* n. g. 1, *Limopsis* 2, *Philobrya* 1, *Dacrydium* 1, *Pecten* 1, *Callocardia* 1) und 4 planktonische. Die Arten sind meistens sehr klein, mindestens klein, nur ein *Pecten* erreicht 8 cm. Die fundicolen oder benthonischen sind demnach fast alle minimal.

Das Problem der Antarctis bespricht Pelseneer ausführlich unter kritischer Bezugnahme auf seine zahlreichen Vorgänger. Unter Zurückweisung aller anderen Bestimmungen sucht er die Grenze zwischen dem marinen Tropengebiet und dem subantarctischen in der Linie von 4,4° C. Minimaltemperatur der Meeresoberfläche, die zwischen der subantarctischen aber und antarctischen bis — 1,11°. Die erstere Linie trifft Amerika ungefähr bei 50° s. Br. und reicht auf der Westseite etwas weiter nach Norden, als auf der Ostseite. Der 50° s. Br. fällt noch mit verschiedenen anderen physikalischen Factoren annähernd zusammen, Februarisotherme von, 12,8° C. Schneegrenze, Eisberge u. s. w. So umfasst das subantarctische Gebiet die Südspitze Amerikas, die Prinz-Eduard-, die Crozet-Insel, Kerguelen und die Macquarie-Insel; Südgeorgien, Süd-Shetland, die Orkneys und die Bouvet-Insel gehören dagegen zum antarctischen. Es giebt keine wesentlichen gemeinsamen Züge zwischen den Littoralfaunen vom Cap, von Südaustralien, von Neuseeland und denen des eigentlichen Südpolgebietes. Höchstens kommt noch Neuseeland in Frage.

Digitized by Google

Karte V.



3000 m-Linie.

— — — Linie des Minimums von 4,44° C. an der Meeresoberfläche, Grenze zwischen Tropen und Subantarctis.

—·—·— Linie des Minimums von — 1,11° C. an der Meeresoberfläche, Grenze zwischen Subantarctis und Antarctis.

A. Auckland-Insel.	G. Südgeorgien.
B. Bouvet-Insel.	K. Kerguelen.
C. Chatham-Inseln.	M. Macquarie-Insel
Cr. Crozet-Inseln.	O. Süd-Orkneys.
D. Dougherty- oder Keates-Insel.	P. Prinz-Edward-Insel.
F. Falkland-Inseln.	S. Süd-Shetland.

Combinirt nach Pelseneer.

Das subantarctische Gebiet zeigt noch von Ort zu Ort einen raschen Wechsel der Fauna, jedenfalls giebt es hier keine circumpolare. Von 28 Arten sind höchstens 6 den Kerguelen, dem Magellandistrict und Auckland gemeinsam, 15 fehlen in Auckland, 4 auf den Kerguelen, 1 an der Magellanstrasse. Auckland steht weithin am meisten vereinzelt. Verzichtet

Digitized by Google

man auf die Arten und prüft die Gattungen, dann kommt man zu dem gleichen Ergebniss. Nur fünf Genera können als speciell subantarctisch gelten, *Struthiolaria, Admete, Cominella, Photinula, Modiolarca.* Die Zahl ist für eine gute Charakterisirung zu mager, So scheint es denn, dass die Frage nach einem Südcontinent, wenigstens nach alten Landverbindungen, zu einer Construction führen muss, welche den südlichen Theil von Südamerika (Archiplata Jhering), Kerguelen und Australien mit dem südpolaren Festland in Zusammenhang bringt, so zwar, dass die Verbindung am längsten auf der amerikanischen Seite bestand. Südafrika ist niemals in ähnliche Beziehungen eingetreten. Die 3000 m-Linie scheint zu zeigen, dass die Verbindung auf der amerikanischen Seite östlich vom Cap Hoorn, auf der australischen über Tasmanien ging.

Die Vergleichung zwischen den subantarctischen und arctischen Littoralformen ergiebt einige Beziehungen zwischen der belgischen Station und Magellan (*Laevilittorina, Cyamium, Nacella*), zwischen Victoria und Kerguelen nach E. Smith (*Neobuccinum, Chlanidota, Littorina setosa* und *Cardita astartoides*). v. Jhering nimmt entsprechend an, dass recente feuerländische Formen, die dem Tertiär fehlen (*Mytilus magellanicus, Patella aenea, Laevilittorina* und *Modiolarca*) von der Antarctis aus eingewandert seien (s. o.). Beziehungen zwischen antarctischen Grundformen mit subantarctischen und antarctischen Littoralen haben sich nicht gezeigt. Dagegen stellt sich eine andere interessante Parellele heraus. Die charakteristischen Genera der antarctischen Küste (*Leptochiton, Bathyarca, Limopsis, Leda, Cuspidaria, Callocardia, Dacrydium, Scissurella, Propilidium, Margarita, Cyclostrema, Setia, Sipho*) sind sämmtlich zugleich Tiefseemollusken. Wenn Pelseneer daraus den Schluss zieht, man habe die Tiefseemollusken nicht von littoralen abzuleiten, sondern die littoralen von den abyssicolen, dann schüttet die Verallgemeinerung das Kind allerdings mit dem Bade aus. Die Weichthiere entstammen dem Lande, mindestens der Littoralzone. Im Nordatlantic hat sich in jüngerer Zeit durch Untertauchen eine Tiefseefauna herausgebildet, am Südpol entsteht umgekehrt eine Küstenfauna aus der Tiefseefauna. Näheres s. u.

Licht fällt auf die Antarctisfrage z. Th. durch v. Iherings Arbeit über die Gattung *Photinula.* Er theilt die ihm bekannten Arten von der Magellanstrasse in die beiden Subgenera *Photinula* s. s. und *Kingotrochus*, erörtert die zweifelhaften und zeigt die Verbreitung. Diese Trochidengruppe ist rein antarctisch, fehlt (contra Fischer) am Cap, ist in einer Species von Neuseeland bekannt und hat ihr Centrum an der Magellanstrasse; *Ph. expansa* reicht von den Falklandinseln bis zu den Kerguelen. Die Resultate stimmen zu den vorherigen.

Nach der Valdivia-Ausbeute stellt v. Martens eine Fauna der Inseln des Südmeers zusammen, die noch im Gebiete der treibenden Eisberge liegen, und nimmt entsprechende Localitäten dazu, die Kerguelen, S. Paul und Amsterdam, die Bouvet-Insel, Tristan d'Acunha, Prince Edward und Marion, Neuseeland und Auckland, die Magellanstrasse, Südgeorgien,

Digitized by Google

Victorialand. *Lachesis australis*, *Natica strigosa*, *Scalaria instricta*, *Solariella periomphalia*, *Puncturella analoga* sind neue Arten, *Odostomiopsis* eine neue auf die Radula gegründete Gattung. Manche Charaktergattungen (*Cominella*, *Pellilittorina*, *Photinula*, *Patinella*, *Nacella* und *Kerguelenia*) sind circumaustral und circumpolar, selbst auch manche Arten, vielleicht durch treibende Macrocystis verschleppt. Viele Genera sind mit der vorhergehenden Breitenzone, der australen, gemeinsam, *Argobuccinum*, *Siphonaria* und gewisse Patellen; doch fehlen *Voluta* und *Haliotis* ganz, *Phasianella* ist, wie *Argobuccinum*, bisher nur von S. Paul bekannt.

Die Angaben E. Smith's über Victorialand (im Report on the collections of nat. hist. made in the antarctic region during the voyage of the Southern Cross, Mollusca, London 1902) „stimmen auffallend, selbst bis auf einzelne Arten, mit der Fauna von Kerguelen."

γ) Beziehungen zwischen der antarctischen und der arctischen Fauna, Bipolaritätstheorie.

In neuerer Zeit ist von einem allgemeinen Gesichtspunkte die Frage, wieweit Nord- und Südpol in ihren Faunen übereinstimmen, viel erörtert worden. Namentlich sollte es darauf ankommen, ob wirklich dieselben Arten beiden Gebieten gemeinsam sind. Zwischen der antarctischen und der arctischen Fauna bestehen nach Martens Analogieen im Habitus, blasse, dünnere Schalen von mässiger oder geringerer Grösse, die Sculptur oft fein und ausgesprochen, aber mehr in Rippen als in Stacheln und Höckern. Die Arten sind alle von den arctischen verschieden, die Gattungen aber oft nahe verwandt, die südliche *Photinula* entspricht den nordischen *Margarita*, *Cominella*, *Buccinum*; *Solariella* scheint beiden Meeren gemeinsam, in der Tiefe vermuthlich kosmopolitisch, wie denn der Unterschied in den Tiefen in den kalten Meeren mehr ausgeglichen ist. Es ist das gleiche Bild, welches Seevögel und -säuger bieten.

Auch E. Smith erklärt sich gegen die Bipolaritätstheorie. Fast alle Gattungen, die in Frage kommen, sind weiter verbreitet als in den Polargebieten. Der unscheinbare Habitus, den arctische und antarctische Formen zeigen, beruht auf Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen, auf Convergenz.

Indessen kommt man mit einer Prüfung einzelner Formen aus den Polgebieten nicht durch, sondern muss die Beziehungen erweitern. Das hat, wie mir scheint, am besten v. Jhering gethan (l. c. 1896), dem ich daher folge.

5 Arten des magellanischen Districts sollen ebenso arctisch sein: *Saxicava arctica* L., *Lasaea rubra* Mont., *Puncturella noachina* L., *Mytilus edulis* L., *Pecten vitreus* Ch., dazu von anderen antarctischen Gegenden *Kelidla suborbicularis* Mg., *Scissurella crispata* Flem., *Natica groenlandica* Beck, *Dentalium entale* L. Dabei fragt es sich freilich, ob die Arten völlig identisch sind, was E. Smith bestreitet; immerhin handelt es sich.

Digitized by Google

was die Hauptsache bleibt, um höchst geringfügige Differenzen. Die Liste würde viel grösser sein, sobald man Arten dazu nimmt, die eine weitere Verbreitung haben, ohne streng bipolar zu sein. Auch die genannten sind bei weitem nicht auf die Polgebiete beschränkt. Manche haben jedenfalls den Weg durch das kalte Wasser der Tiefsee genommen. In Normann's Liste der 202 Mollusken, die im Nordatlantic 2000 m überschreiten, finden sich allerdings nur 4 magellanische, das sind 2%, nämlich *Keliella miliaris* Phil. und *Puncturella noachina*, neben den weit verbreiteten *Saxicava* und *Sissurella*.

Streng bipolare Arten existiren daher schwerlich, und dasselbe gilt von Gattungen, die vielmehr ausserhalb der hohen Breiten auch in den gemässigten Zonen oder in den Tropen vorkommen. Von antarctischen Gattungen treten solche wie *Photinula*, *Struthiolaria*, *Modiolarca*, nicht in der arctischen Fauna auf, und umgekehrt fehlen arctische Genera, wie *Volutharpa*, *Buccinopsis*, *Lacuna*, *Modleria* (*Cyprina*, *Mya* u. a.) in der antarctischen. Viele Gattungen, wie *Buccinum*, *Sipho*, *Margarita* (*Astarte*, *Cardium*), die in der arctischen Fauna vorwiegen, sind in der antarctischen nur kümmerlich, oft durch eine oder zwei Species vertreten. Viele Genera von weiter Verbreitung, wie *Chenopus*, *Bulla*, *Anomia*, dringen nur in die arctische, andere, wie *Monoceros*, *Bullia*, *Ranella*, *Marginella*, *Fissurella*, dringen nur in die antarctische Fauna ein. Die Bipolarität darf also keinesfalls überschätzt werden.

Für die Erklärung der Bipolarität kommen nach Ortmann ausser dem Wege durch die Tiefsee noch zwei andere Möglichkeiten in Frage: die allmähliche Gewöhnung einst weit verbreiteter Formen an das kalte Wasser südlich und nördlich und die Wanderung entlang der pacifischen Küste Amerikas und der Westküste Afrikas. Von der letzten Möglichkeit verwirft v. Jhering den Weg an der pacifischen Seite Amerikas, weil hier ganz verschiedene Faunen einander ablösen und die Pleistocänmollusken von Chile und Californien keineswegs wesentlich abweichende Verhältnisse zeigen. v. Jhering hält also bloss noch die Möglichkeit der allmählichen Anpassung an niedrige Temperaturen offen und sucht sie durch den Nachweis auf das frühere Vorkommen wärmebedürftiger Formen, wie *Perna*, *Ficula*, *Scutella*, im patagonischen Tertiär, oder *Conus*, *Mitra*, *Oliva*, *Terebra* u. s. w. im chilenischen zu stützen, unter Zuhilfenahme von Araucarioxylon und tertiären Coniferen auf den Kerguelen. Die Pendulationstheorie greift auch hier klärend ein (s. u.).

d) Verticale Verbreitung.

Eine Uebersicht über die ältere Literatur s. bei Fischer (Manuel, S. 149).

Die früheren Eintheilungen beschränkten sich mehr oder weniger auf das Littoral. So unterschied M. Sars 1835 auf der norwegischen Küste vier Regionen, die der Balanen, der Patellen, der Corallinen und der Laminarien.

Digitized by Google

Oersted stellt im Sund drei auf,
die der Grünalgen : Trochiden,
die der Brauntange : Gymnobranchen,
die der Rothalgen : Bucciniden.

Tiefer ging E. Forbes nach den Untersuchungen im Aegäischen Meer, bis 420 m; er stellte 8 Zonen auf: bis 3,65 m, 18 m, 36 m, 64 m, 100 m, 144 m, 192 m, 420 m. Unten wird die Fauna sehr arm; er nahm an, dass sie in 410 m bereits erlösche. Abgesehen von der Unzulänglichkeit der Untersuchung einerseits und der ungeeigneten Localität andererseits, bleibt doch das Resultat von Interesse, dass die Tiefseeformen mit den littoralen der englischen Küste übereinstimmen.

Zu einem ähnlichen Ergebniss gelangte Lovén, der schon die Küste Europas in breiterer Linie ins Auge fasste. Die Mollusken, die zwischen Göteborg und Norwegen in 146 m Tiefe leben, finden sich an Finmarken in 36 m Tiefe und selbst in der Uferzone. Er schloss auf die Abhängigkeit von der Temperatur, so dass dieselbe Fauna sich nach Süden immer tiefer hinabsenken würde.

Forbes gab nachher seine frühere Scheidung auf und kam zu einem anderen Schlusse mit vier Zonen:
die Littoralzone zwischen den Gezeiten,
die Laminarienzone von der tiefsten Ebbe bis 27 m,
die Corallinenzone zwischen 27 und 91 m,
die Korallenzone des tiefen Meeres zwischen 91 und 185 m und weiter.

Bald wurden indess Mollusken aus tieferen Abgründen gemeldet, gelegentlich der Kabellegungen und -reparaturen. Torell dredschte dann in den arctischen Meeren bei 2500 m. Darauf kam die Epoche der Tiefseeuntersuchungen, Blake und Albatros, Porcupine, Challenger, Valorous, Travailleur, Talisman, Valdivia, verschiedene norwegische Expeditionen, sowie die des Fürsten von Monaco. Man holte Weichthiere, noch mit den Weichtheilen, aus Tiefen bis 4500 m.

Bekanntlich zeigte sich, dass am Boden überall eine Temperatur herrschte nahe dem Gefrierpunkt, zwischen etwa 2 und 4,6° C. Eine Ausnahme macht das Mittelmeer, mit 13° von 182 m an, wegen der flacheren Eintrittsschwelle bei Gibraltar. In der Faröer-Rinne aber fliesst ein kalter Nordoststrom von — 1° C.

Fischer will zuletzt fünf Stufen anerkennen, 1. die littorale, 2. die Laminarienzone, 3. die der Nulliporen und Corallinen, 4. die der Brachiopoden und Korallen, 5. die abyssale.

Locard*) nimmt vier Zonen an, a) die littorale, innerhalb der Gezeiten, b) die Krantzone, „Zone herbacée", mit Zosteren, Posedonien und Laminarien bis 27 oder 28 m, c) die Corallinenzone, 28—72 oder 75 m.

*) Th. Locard, Sur l'existence d'une faune malacologique Polybathyque, dans les grands fonds de l'Atlantique et de la Méditerranée. Compt. rend. ac. sc. Paris CXXVI. 1898, S. 275—277.

Digitized by Google

jede mit besonderen Formen; dazu d) die „faune Polybathyque", von 0 bis über 2000 m. Sie ist nicht zu verwechseln mit den kosmopolitischen Mollusken der Tiefsee, sondern hat ihren besonderen Charakter. Zieht man von der Ausbeute des Talisman die rein littoralen und pelagischen Formen ab, so bleibt das folgende Verhältniss:

Gastropoden	519,	davon „polybathyques"	45,
Scaphopoden	34,	„ „	17,
Lamellibranchen	259,	„ „	45.

Relativ überwiegen also Scaphopoden und Lamellibranchien, d. h. die conservativeren Gruppen, die in jüngerer Zeit sich weniger differenzirt haben. Manche Muscheln dieser Fauna gehen von 0 bis 3800 m, Schnecken dagegen beginnen erst in der Corallinenzone. Unterhalb 4000 bis 4500 m lebt dann eine rein alyssicole Fauna, deren Glieder weit verbreitet sind.

Einfacher ist wohl eine Dreitheilung. Der Ufergürtel reicht so weit als das Sonnenlicht eindringt und Pflanzenwachsthum zulässt. Darunter, in der Dunkelheit, lassen sich vermuthlich noch zwei Stufen trennen, wenn auch nur unvollkommen, eine obere, die A. Agassiz continentale, Dall archibenthale nennt, und die eigentliche abyssische. Die erstere zeigt noch reiche Beziehungen zur Littoralfauna, jedoch nicht immer zu der darüber gelegenen, sondern oft zu entfernten, in der abyssischen aber wird das Leben immer gleichmässiger. Die Littoralstufe wird im Allgemeinen bis zu 300 m geschätzt. Für die continentale nimmt Dall auf amerikanischer Seite 1800 m (1000 Faden), Sturany im Mittelmeer 1000 m, v. Martens im Indic 1400 m als untere Grenze an. Fischer lässt die Tiefsee bereits in 500 m Tiefe beginnen. Schon diese verschiedene Abschätzung zeigt, wie wenig scharf, von localen Abweichungen abgesehen, die Gliederung sich durchführen lässt. Aber auch die Grenze zwischen der Corallinenstufe, d. h. der untersten Stufe der Littoralfauna, und der Tiefsee dürfte sich nur höchst willkürlich ziehen lassen. Dass man sie aufstellte, beruht wohl in der Hauptsache auf der unrichtigen Scheidung der Meeresschnecken in Fleisch- und Pflanzenfresser. Den letzteren hat man vermuthlich viel zu viel Terrain eingeräumt. Ich lasse es zunächst bei zwei Stufen sein Bewenden haben.

1. Die Littoralstufe.

Wenn man meist den Gezeitengürtel als oberstes Glied betrachtet, dem man nach unten zu den Laminarien- und Corallinengürtel anreiht, so findet sich doch in der neuen Literatur kaum genügender Anhalt, bei den Schnecken wirklich diese auf die Pflanzenwelt gegründete Eintheilung durchzuführen. Man hat meiner Meinung nach wieder die Herbivorie der Vorderkiemer überschätzt. Wie sich immer mehr herausstellt, dass die treibenden Tange der Sargassoseen nicht als Nahrung, sondern nur als Unterlage benutzt werden, so muss wohl auch das Urtheil für den Ufer-

Digitized by Google

saum sich verschieben. *Helcion* z. B. sitzt auf Laminarien, lebt aber kaum von ihnen. Und da auch das Licht kaum für die Schnecken eine scharfe Grenze setzt, insofern als die im Dukeln hausenden sich zunächst nicht von denen in flacherem Wasser unterscheiden, so geht die Littoralfauna unmerklich in die Tiefenfauna über.

Es wurde bereits erwähnt, dass in den Polarregionen der Gezeitengürtel für die Mollusken unbewohnbar ist infolge des Treib- und Packeises, das die Küste abschrammt. Erst darunter beginnt ein reiches Weichthierleben.

Im Uebrigen geht dieser Gürtel in seinem oberen Saume unmittelbar in das Land über, ja es fragt sich, inwieweit die üblichen Angaben über dessen Molluskenleben noch berechtigt sind, insofern sie zum Meere gerechnet werden. Littorinen leben noch, wo nur bei Hochfluth das letzte Spritzwasser hinkommt, was also nur ganz selten geschieht. Wahrscheinlich hat man diese Thiere trotz ihrer Kieme gar nicht unter die marine Fauna zu rechnen, sondern unter die terrestrische, denn ihre ganze Activität scheint sich auf dem Lande, bezüglich in der Luft, zu vollziehen. Dasselbe gilt möglicherweise auch für die Patellen, zum mindesten für die des obersten Horizontes, von denen es feststeht, dass manche in der Jugend noch umherkriechen, und zwar während der Ebbe, wo sie denn nur freie Luft zu athmen vermögen. Man muss bedenken, dass in diesem Gürtel auch die thalassophilen Pulmonaten sich aufhalten. Je weiter nach den Tropen, desto breiter wird der Gürtel, aus dem einfachen Grunde, weil die höhere Luftwärme eine höhere Sättigung der Luft mit Wasserdampf bedingt, daher hier jede Kiemenschnecke mit gleicher Leichtigkeit athmen kann, wie im Wasser.

In Panama gehen die Littorinen an den Baumstämmen hinauf, auf Funafuti mischen sich Littorinen und Neriten mit Endodonten und Stenogyren nach Hedley. Man kann den obersten Saum mit Vaillant als subterrestrischen Gürtel betrachten.

Der Gezeitengürtel wechselt natürlich sehr nach der Localität: 11 bis 12 m breit im Canal de la Manche, wird er im Mittelmeer fast Null. In Europa wird die obere Grenze am Felsen durch die Littorinen bezeichnet, auf Schlick durch die Hydrobien. Fischer giebt Beispiele der wechselnden Vertheilung von den französischen Küsten:

Trouville (Calvados). Felsen.

1. Subterrestrische Region. *Littorina rudis* geht 2 m höher als die übrigen Thiere und wird nur von Springfluthen erreicht.
2. Region von *Balanus balanoides*, *Lygia oceanica*, *Actinia equina*. Einige *Patella vulgata*.
3. Region der *P. vulgata*. Oben *Littorina littorea*, unten L. *obtusata*.
4. Region des *Mytilus edulis*. Unten *Purpura lapillus*.
5. Region der Halichondrien.

Digitized by Google

Biarritz. Felsen.

1. Subterrestrische Region: *Littorina neritoides.*
2. Region des *Balanus balanoides. Patella lusitanica.*
3. Region der *Patella vulgata. Mytilus minimus.*
4. Region der *Patella tarentina. Echinus lividus.*

Arcachon (Gironde). Sandiger Schlamm.

1. Subterristrische Region. *Hydrobia ulvae.*
2. Obere littorale Region: *Littorina neritoides. Balanus balanoides.*
3. Zosterenregion: *Trochus cinerarius. Rissoa labiosa.*
4. Untere littorale Region: *Halichondria. Asterias.*

Mentone (Seealpen). Felsen.

1. Subterrestrische Region: *Littorina neritoides,* bis 2 m über der Fluthgrenze.
2. Balanenregion: *Patella lusitanica. Actinia equina.*
3. Region der *Patella tarentina. Mytilus minimus. Pagurus misanthropus.*
4. Region der Trochen: *Trochus Richardi, Lessoni, divaricatus, fragarioides, Cerithium mediterraneum.*
5. Region des *Echinus lividus.*

In wärmeren Meeren kommt *Planaxis* dazu, aber weniger hoch ansteigend als *Littorina.* Bei St. Vincent (Capverden) fand Fischer zu oberst die Ligien, dann die Littorinen, dann *Planaxis*, dann *Trochus Tamsi* und *Purpura haemastoma*, zu unterst Patellen.

In den Tropen wird die Differenzirung weit reichhaltiger; Cooke giebt eine lebhafte Schilderung des Strandlebens bei Panama. An den Felsen über der oberen Fluthgrenze finden sich *Truncatella, Melampus, Littorina* und *Siphonaria*, im Mangrovesumpf grosse Littorinen an den Zweigen, *Cerithidea*-Arten auf dem Schlamme. Weiter unten in den Tümpeln, welche bei halber Fluth bleiben, hausen *Cerithium, Purpura, Omphalius, Anachis, Nassa, Crepidula,* an der gewöhnlichen unteren Gezeitengrenze, unter Steinen *Caecum* und *Vitrinella*, unter Blöcken, die auf Felsen ruhen, *Cypraea, Cantharus,* andere *Anachis*, Columbellen und Nitidellen, bei etwas Schlamm dazwischen *Conus, Turritella* und *Latirus,* in Spalten grosse Chitoneen, *Turbo, Trochus* und *Clavella.* An der unteren Wassergrenze bei Springfluthen finden sich an isolirten Blöcken *Monoceros, Leucozonia* und *Vermetus,* in ihnen *Pholas* und ein bohrender *Mytilus,* unter ihnen *Conus, Dolium* und grosse *Murex.* Stellen mit klarem Sand bevorzugt *Strombus*, und *Str. galea* hat wieder auf einem Operculum eine *Crepidula* sitzen, die ihm an Breite vollständig gleicht und sich ihm entsprechend anschmiegt. Auf dem Schlick an der Nordseite gleiten Marginellen, Nassen und Truncarien, in den Sandstreifen westlich graben Olivellen zu Hunderten mit *Natica*-Arten, dann schliesst sich das Heer der grabenden Muscheln an.

Digitized by Google

2. Die Tiefsee.

Es ist bereits erwähnt, dass auch die Continentalstufe verschiedentlich abgegrenzt wird gegen die abyssische. Wahrscheinlich handelt es sich um locale Einflüsse, Steilheit des Bodens, Strömungen, Temperaturen. Je weiter nach unten, um so stärker machen sich die Bedingungen der Tiefsee geltend, erhöhter Druck, verminderte Wärme. Doch lässt sich deren Einwirkung nur schwer abschätzen, da auch gewöhnliche Flachwasserformen in bedeutende Tiefen (über 3080 m) hinabsteigen können, ohne wesentliche Veränderungen, abgesehen davon, dass die Gewebe viel weicher werden, oder doch, durch Heraufholen dem Druck entzogen, weicher zu sein scheinen. Sie dürften wohl unter dem Hochdruck dieselbe Consistenz haben, wie sie die Artgenossen aus der Flachsee zeigen. Dafür fehlen genauere Unterlagen. Doch liegt wohl kein Grund vor, anzunehmen, dass eine Schnecke, die in Bezug auf Schalengrösse und -form auf tiefem Grunde einer Flachwasserform gleicht, in Bezug auf die Weichtheile ganz anders sein soll.

Es kommt dazu, dass Merkmale, welche als besonders charakteristisch für die abyssicolen angegeben werden, wie die zarte Schalensculptur, sich unter Umständen bereits in Tiefen finden, die man noch der Littoralzone zuzurechnen pflegt. So stammt die *Scala bclaurita* Dall, die mit ihren blattförmigen Rippen ganz und gar Tiefseehabitus zeigt, aus nur 140 m. Freilich findet sich das Merkmal innerhalb der Gattung auch bei Flachwasserformen in stärkerem Masse, als bei anderen littoralen Schalen.

Das richtigste wäre wohl eine andere Theilung.

Die Uferfauna hätte man zu rechnen, so weit als die Gezeitenzone gelegentlich die Thiere der freien Luft aussetzt, und vielleicht noch etwas tiefer, so weit sich bei tiefstem Ebbestande der Anprall der Wogen bemerklich macht und die Schalenstructur beeinflusst. Alles darunter würde der Tiefsee zuzurechnen sein, wobei an Stelle weiterer bestimmter Stufen die Form von Curven zu treten hätte, welche die allmähliche Steigerung des tieferen Wassers zum Ausdruck brächten. Nur schade, dass die positiven Unterlagen auch hier kaum zur schärferen Formulirung genügen. Einige bessere Aussichten bietet auch hier die Pendulationstheorie (s. u.).

Dall nimmt als wesentliche, bestimmende Factoren der Tiefsee etwa die folgenden an:

1. hohen Druck,
2. Mangel des Lichtes,
3. Mangel der Pflanzen,
4. Uebermass von im Wasser gelöster Kohlensäure,
5. Schlammige Beschaffenheit des Bodens,
6. Gleichmass der Umgebung,
7. niedrige Wärme.

Digitized by Google

Die Folgen für die Schnecken sind mannigfaltig:

1. Der Druck soll, wie erwähnt, die Gewebe auflockern, damit sie für das Wasser durchlässig bleiben und zwischen innen und aussen keine Druckdifferenzen entstehen. Derartige Gewebe sollen aber wenig activ sein, also trägere Schnecken bedingen. Hier ist wohl Skepsis am Platze. So wenig bei den Flachwasserformen jetzt noch eine Wasseraufnahme durch die Haut bis ins Innere zugegeben werden kann (s. o.), so wenig wird man sie für die Tiefsee annehmen dürfen. Der osmotische Druck, der durch den Darm hindurch wirkt, wird bei dem allmählichen Hinabsenken sich längst ausgeglichen haben, denn es handelt sich um Experimente, die offenbar mit geologischem Zeitmass rechnen. Schliesslich müssen die Druckdifferenzen, die eine Uferform anszuhalten hat, wenn sie etwa in der Ebbe an freier Luft haust, bei Hochfluth aber 10 m Wasser über sich hat, mindestens so hoch sein, als die, denen irgend eine abyssicole Form ausgesetzt ist; im ersteren Falle hat sie eine, im letzteren zwei Atmosphären auszuhalten. Es ist aber nicht entfernt daran zu denken, dass dasselbe Individuum im tiefen Meere Druckunterschiede von 1 : 2 durchzumachen hätte. Auf die Relation kommt aber alles an. Die Sache erklärt sich aus dem Fehlen aller Gase, wahrscheinlich auch der Darmgase, im Körper der Vorderkiemer, und die Bedeutung wird sofort klar, wenn man die Schwierigkeit für uns, bis zu 10 m hinab zu tauchen, sich vorhält. Wahrscheinlich wirkt der Druck nur insoweit, als er das Medium, das Wasser, comprimirt und verdichtet, also so gut wie Null.

2. Der Mangel des Lichtes macht sich, abgesehen von der indirect wirkenden Beeinflussung der Pflanzenwelt, in mehrfacher Hinsicht geltend. Eine Anzahl von Tiefseeschnecken sind blind. Es fragt sich aber, ob der Procentsatz viel höher ist als unter den Flachwasserformen, wobei wiederum die Frage auftaucht, inwieweit die letzteren ihren Augenverlust früherem Aufenthalt in der Tiefsee verdanken. — Keine Tiefseeschnecke scheint Leuchtorgane erworben zu haben, daher auch keine an der sonst unter Tiefseethieren so verbreiteten Vergrösserung der Augen participirt hat. Damit fällt aber die Bedeutung des Lichtes für die Prosobranchen so gut wie ganz aus, selbst allen anderen Mitbewohnern gegenüber. Somit fallen Schutzvorrichtungen weg, die auf der natürlichen Auslese durch andere Organismen beruhen. Allerdings bleibt es wieder fraglich, was man alles darunter zu verstehen hat. Mimicry kann natürlich nicht aufkommen. Aber ob der Pigmentmangel in der Schale, das Zurücktreten der Zeichnung als Folge ausgeschalteter Naturzüchtung von seiten der Verfolger zu deuten sei, lässt sich hier so wenig entscheiden, als im arctischen Flachwasser. Es fehlt nicht ganz an bunten Formen; Trochiden können gelb gefärbt sein mit brauner Fleckenzeichnung, die auch mehr ins Rothe geht, ebenso Pleurotomiden, doch scheinen derartige Farben mit den Beziehungen zur Uferfauna parallel abzunehmen. Wohl aber erhält man den Eindruck, dass der Mangel an starken Stacheln in bestimmter Anordnung mit dem Wegfall verfolgender Fische zusammenhängen mag;

Digitized by Google

ebenso tritt das Operculum oft zurück bis zum völligen Schwunde. Im Allgemeinen lassen sich die Tiefseeschnecken nach Dall in zwei Kategorieen ordnen: die einen sind sehr beständig und dann weit verbreitet: die anderen sind äusserst variabel. Erhält man die letzteren in grösseren Serien, dann zeigt sich eine bunte Abänderung nach allen Seiten; es lässt sich keine Neigung zur Differenzirung in Localrassen, zum Einhalten bestimmter Variationsrichtungen wahrnehmen, aus dem einfachen Grunde, weil keine Auslese geübt zu werden scheint.

3. Mit dem Mangel des Lichtes hängt der Mangel der Pflanzen zusammen. Es ist aber wohl falsch, daraus eine wesentlich veränderte Lebensweise vieler Vorderkiemer ableiten zu wollen. So sollen die Trochiden der Uferzone herbivor sein, die der Tiefsee aber carnivor. Das letztere ist richtig, wenn auch die Carnivorie sich auf das Ausnutzen des Regens bereits abgestorbener, meist minimaler Thiere, der sich auf den Boden herabsenkt, beschränken mag. Dass aber die Vertreter im Flachwasser phytophag seien, ist eine Vorstellung, die an anderen Thiergruppen auf dem Lande gewonnen und auf die Weichthiere des Meeres fälschlich übertragen wurde. Die Betr. Schnecken suchen auch in der Flachsee alle mögliche Nahrung, die zum guten Theil in der Mikrofauna an den Tangen besteht.

Sodann weist Dall darauf hin, dass in der Tiefe die Bohrschnecken sehr zurücktreten. Man findet wenig leere Schalen mit dem charakteristischen Loch. Die Ursache ist wohl in anderen Umständen zu suchen, s. u. 4. Um so mehr wiegen dagegen Schnecken vor, die ihre Beute vermittelst Gifts bewältigen, in allererster Linie die Pleurotomiden unter den Toxoglossen.

Im Allgemeinen deutet der Umstand, dass die Tiefseeschnecken, absolut gemessen, über einen mässigen Umfang nicht hinausgehen, auf ziemlich kümmerliche Ernährung. In der That ist kaum zu verstehen, wie die Thiere etwa von dem flottirenden Material, das hinabsinkt, Vortheil ziehen sollten.

4. Das Uebermass von Kohlensäure, welches das Meerwasser unter dem Druck der Tiefe enthält, verhindert die Ablagerung des krystallinen Kalkes in der Schale und erheischt besonderen Schutz für den abgelagerten. Wie tote Schalen in grösseren Tiefen zum guten Theil wieder aufgelöst werden, so kommt es auch nur zur Bildung eines mässigen Ostracums, in dem ja der deutlich krystalline Kalk vorwiegt. Die Perlmutterschicht, also das Hypostracum, scheint weniger zu leiden, vermöge der stärkeren Durchsetzung mit Conchiolamellen. Ebenso wird aber die Conchinschicht des Periostracums verdickt, oft in der grünlichen Farbe unserer Süsswassermuscheln, zum Schutz des schwachen Ostracums. Die Schale lässt daher häufig die Perlmutterschicht von aussen durchscheinen. In diesen Verhältnissen ist aber wohl die erwähnte Seltenheit der Bohrschnecken begründet. Denn die Säure der Bohrdrüse dient

Digitized by Google

lediglich zum Anätzen des Schalenkalkes, wird aber einem dicken, conchinösen Periostracum gegenüber vermuthlich nichts ausrichten.

5. Die schlammige Beschaffenheit des gleichmässigen Tiefseeschlicks hat vielleicht eine gewisse Langsamkeit seiner Bewohner zur Folge. Stärker ist wohl ihr Einfluss insofern, als dadurch alle die Formen, die Felsengrund zum Anheften verlangen, aufs äusserste beschränkt werden. Das gilt für Docoglossen, Capuliden u. dergl. Und doch finden sie sich, sobald etwa weiche Hydroidenröhren oder die Pergamentröhren von Anneliden oder das Byssusgeflecht einer Muschel oder ein Echinidenstachel einigen Halt gewähren. Freilich können da bloss kleine *Lepeta-* und *Cocculina*-Arten aufkommen; nur Crepiduliden vermögen ihre Unterlage, einen Echinidenstachel, durch Abscheidung einer Kalkplatte etwas zu vergrössern.

6. Das allgemeine Gleichmass der Umgebung, der Mangel stärkerer Wasserbewegung u. dergl., erlaubt namentlich den Schalen ein Auswachsen ohne jede Rücksicht auf Anpassung. So kommen zierliche Gehäusesculpturen zu Stande, die lediglich die innere mechanische Festigung zur Richtschnur nehmen, worin sie oft mit denen eupelagischer Larven übereinstimmen. Häufig bildet sich entlang der Nahtlinie eine Reihe von Knoten aus, deren Werth Dall allein in deren mechanischem Halt erblickt, den sie dem zarten Gehäuse verleihen. Dazu oft zierliche Gitterbildungen mit freiem Auswachsen der Rippen zu phantastischen Blättern und Dornen, die, ohne biologische Bedeutung, nur dem Fehlen störender Einflüsse ihre Erhaltung verdanken (LIV.).

7. Die niedrige Temperatur verhindert natürlich die Betheiligung der typischen Tropenschnecken an der Zusammensetzung der abyssicolen Fauna. Dadurch muss der Unterschied zwischen Flachsee und Tiefsee in den Tropen viel bedeutender werden, als in den gemässigten und kalten Meeren, und er ist es in der That. Dall weist darauf hin, dass eine Minimaltemperatur für viele Formen weit geeigneter ist, eine geographische Schranke zu bilden, als eine Zunahme der Wärme. Ob er aber recht hat, namentlich in der grösseren Empfindlichkeit der Larven gegen die Kälte den bestimmenden Factor zu suchen, muss wohl dahingestellt bleiben, angesichts der biologischen Schmiegsamkeit, die gerade in dieser Hinsicht die Entwickelungsgeschichte zeigt, insofern als an Stelle freischwimmender Larven länger dauernde Embryonalzustände in der Eikapsel oder Viviparität treten können (s. o., S. 706).

Zusammensetzung und Verbreitung der Tiefseeschnecken.

Die Schlüsse, zu denen Dall durch seine langjährige Beschäftigung mit dem Gegenstande geführt wurde, sind etwa diese:

Im Atlantic nördlich von einer Linie, die Cap Hatteras mit Madeira verbindet, setzt sich die Bodenfauna unterhalb 1800 m so zusammen, dass etwa 40% an irgend einer Stelle auch in der Uferzone leben. Der Pro-

Digitized by Google

centsatz würde vermuthlich beträchtlich steigen, wenn die Küstenfaunen besser bekannt wären.

In der Tiefe finden sich wenig alterthümliche Formen, viel mehr dagegen in der archibenthalen Region, wie denn auch die uralten Pleurotomarien an den Antillen und der ostasiatischen Küste, namentlich Japan, nur in einigen 100 m Tiefe leben. Handelt es sich bei ihnen um Formen aus dem Paläozoicum, so lebt erst recht ein gut Theil der Arten, die man im Pliocän, ja im Miocän von Sizilien und Amerika findet, heute noch in Küstennähe.

Der Unterschied zwischen Ufer- und Tiefseefauna ist local sehr verschieden; so gehen bei Florida manche Arten von wenig Meter bis 3800 m continuirlich hinab, während umgekehrt an der afrikanischen Küste und an der von Neuengland die Littoralfauna von der continentalen darunter ganz verschieden ist, so dass offenbar hier die Tiefseefauna einen anderen Ursprung hat (s. u. Pendulation).

Als die grösste Tiefe, bis zu der Gastropoden hinabsteigen, haben wohl die 4800 m zu gelten, bei denen im Südatlantic *Stylifer brychius* Wats. vom Challenger erbeutet wurde.

Für die Ausbeute des Blake im Speciellen, im Golf von Mexiko und der Caraibischen See, giebt Dall folgende Uebersicht:

	Gattungen	Arten	Arten in der			Gemeinsame Arten in		Tiefsee	
			Ufer-zone	Continental-zone	abyss. Zone	zwei Zonen	allen Zonen	Familien	Gattungen
Lamellibranchien	52	170	98	114	31	64	10	15	19
Scaphopoden	2	35	17	28	12	17	5	1	2
Gastropoden	119	491	280	222	83	161	32	29	41
Summa	173	696	395	364	126	242	47	45	62

Die Tiefseegenera mit mehr als einer Species sind:

Mangilia 17, *Margarita* 5, *Pleurotoma* 4, *Drillia* 3, *Marginella* 3, *Scala* 3, *Calliostoma* 3, *Triforis* 3, *Actaeon* 3, *Utriculus* 2, *Fusus* 2, *Columbella* 2, *Benthonella* 2, *Fluxina* 2, *Liotia* 2, *Leptothyra* 2, *Cocculina* 2 (*Leda* 5, *Limopsis* 3, *Pecten* 3, *Abra* 2, *Myonera* 2, *Dentalium* 8, *Cadulus* 4).

Von anderen Ergebnissen mögen etwa die folgenden, aus den letzten Jahren, angeführt werden. Sie bestätigen im Allgemeinen die angeführten Schlüsse.

Tiefseematerial aus dem Pacific bringt Dall*), 18 neue Schnecken (und 10 Muscheln). Die Gastropodengenera sind *Calliostoma, Solariella, Rimula, Emarginula, Choristes, Benthodolium, Phos, Cominella, Fusus, Scaphella, Cancellaria, Pleurotoma, Pleurotomella,* dazu zwei neue *Anaplocamus,* wahrscheinlich aus den Trichotropiden mit dem Habitus einer

*) W. H. Dall, Diagnoses of new species of Molluscs from the West Coast of America. Proc. U. St. Nat. Mus. XVII. 1895. S. 7—20.

Digitized by Google

Süsswasserschnecke, und *Tractolira*, letztere, wie es scheint, eine abyssische Kümmerform von *Voluta*. *Pleurotomella castanea*, aus 1300 m Tiefe, ist blind, doch mit Deckel.

Die Ausbeute, welche vor Jahrzehnten die norwegischen Untersuchungen heimbrachten, ist erst kürzlich von Friele und Grieg*) in einer gründlichen Arbeit behandelt worden. Aus dem reichen Inhalt mag nur einiges wiedergegeben werden.

Leptochiton und *Lepidopleurus* zeigen sich wieder als die alten Formen, die vom Littoral in die Tiefsee gehen. *L. alveolus* von Norwegen bis Portugal, amerikanische Ostküste, 180—2000 m. *L. asellus* von Island bis Spanien, 0—270 m, fossil in Norwegen, Schottland, Sizilien. Aehnlich *Pilidium fulcrum*, auch auf der amerikanischen Seite 18—1200 m, fossil in Norwegen und Sizilien. *Puncturella noachina* kosmopolitisch, 8 bis 2000 m, fossil Italien bis Grönland. *Scissurella crispata* Grönland und Spitzbergen bis Westindien, Azoren und Mittelmeer, 12—2300 m, fossil in Europa zerstreut. *Margarita* in verschiedenen, hochnordischen Arten. *Machaeroplax* wird als Gattung festgehalten und näher präcisirt. *Pilidium radiatum* circumpolar bis Japan, 20—800 m, fossil in Skandinavien, Britannien und Canada. *Natica groenlandica* nordisch circumpolar bis ins Kattegatt, eine fossile ähnliche soll auch auf der Heard-Insel, 550 Seemeilen von den Kerguelen vorkommen. Diese Bipolarität liesse sich durch Weiterwandern in der Tiefsee erklären, denn die Art lebt zwischen 3 und 2300 m. *Natica affinis* circumpolar, 0—2600 m, fossil ähnlich. *Torellia vestita* von Norwegen (Lofoten) durch den Farörcanal, Shetland, Ostamerika 80—2500 m! *Scalaria groenlandica* streng arctisch circumpolar, 18 bis 600 m, fossil u. a. in England. *Eulima incurva* ausgezeichnet durch weite Verbreitung im lebenden und fossilen Zustande, ebenso nach der Tiefe (0—2100) auf der nördlichen Erdhälfte ausserhalb der Tropen, eine Charakterform also; etwas beschränkter, aber ähnlich *Admete viridula*. *Bela exarata* streng arctisch atlantisch, 18—2300 m, fossil England bis Grönland. *Anachis haliaëti* ganz ähnlich wie *Torellia* (s. o.), 80—2800 m, beide fossil unbekannt! *Neptunea islandica* arctisch circumpolar, 30 bis 3000 m, fossil Murmanküste und Sibirien. *Scaphander punctostriatus* nordatlantisch, Spitzbergen bis Westindien und Westafrika, 35—2800 m, fossil auf Sizilien. Zum Schluss sei erwähnt, dass die Nudibranchien im Flachwasser bleiben. Nur eine *Cuthona* und ein *Dendronotus* gehen bis 200 m.

Die französischen Untersuchungen haben zu einem höchst bemerkenswerthen Ergebniss geführt. Nach Locard**) haben die Tiefseeschnecken des nördlichen Atlantic, soweit sie mit Littoralformen übereinstimmen, eine charakteristische Verbreitung. Ihre Wohnplätze bilden ein Dreieck, dessen Spitze im arctischen Littoral liegt, und dessen Basis

*) H. Friele og J. A. Grieg, Den Norske Nordhavs-Expedition 1876—1878. 28. Zoologie. Mollusca 3. VIII. und 130 S. nebst 1 Karte. Christiania 1901.

**) A. Locard, Sur l'aire de dispersion de la faune Malacologique des grands fonds de l'océan Atlantique beréal. Compt. rend. ac. sc. Paris CXXVI. 1898, p. 441—443.

Digitized by Google

sich zwischen Brasilien und Afrika in einer Tiefe von 800 bis 2000 m ausspannt, so zwar, dass die Linie entsprechend von der brasilianischen Seite zur afrikanischen hinüber abfällt. Käme allein die Kälte in Betracht, so wäre die schiefe Lage des Dreiecks unverständlich. Die Pendulationstheorie giebt Aufschluss (s. u.). Auch bei Porto Rico wurden Mollusken, die man bisher nur abyssicol kannte, oberhalb der 100-Fadenlinie gefunden. (Dall und Simpson, l. c.).

Vom Mittelmeer haben wir die vortreffliche Bearbeitung der Ausbeute, welche die österreichischen Untersuchungen in der Tiefe des östlichen Meerestheiles und der Adria geliefert haben, durch Sturany*) erhalten. Auf die einzelnen Arten kann ich mich, aus Raummangel, nicht einlassen. Ich beschränke mich auf die allgemeinen Resultate. Im Ganzen wurden gedredscht 120 Arten, nämlich 65 Gastropoden (4. n. sp.), 4 Scaphopoden (2 n. sp.), 51 Lamellibranchien (5 n. sp. und 1 n. g. *Isorropodon*). Rechnet man die littorale Zone von 0—300 m, die continentale von 300—1000 m und die abyssale über 1000 m, dann vertheilen sich die Arten folgendermassen: auf die littorale Zone entfallen 49 Gastropoden, 2 Scaphopoden und 32 Lamellibranchien, auf die continentale 26 Gastr., 2 Scaph. und 20 Lam., auf die abyssale 8 Gastr., 2 Scaph. und 10 Lam. Da nun aber viele Formen mehreren Zonen gemeinsam sind, so verbleiben als rein littorale Arten nur 28 Gastr., 2 Scaph. und 15 Lam., als rein continentale 1 Gastr. und 2 Lam., als rein abyssische 2 Gastr. und 3 Lam. Weitere Untersuchungen werden vermuthlich die Grenzen noch mehr verwischen, so dass von einer rein abyssischen Fauna kaum die Rede sein kann. Sowohl die abyssische, als die continentale Zone ergab eine viel schwächere Ausbeute als die französischen Forschungen im westlichen Mittelmeer. Die Fauna des östlichen Mittelmeeres wird vermehrt durch die neuen Arten von der Pola-Expedition, durch *Pleurotoma* (*Mangelia*) *macro* Watson, die bisher nur an den Azoren bekannt war, und durch 12 bisher nur im westlichen Mittelmeerbecken gefundene Arten. Dazu kommen noch verschiedene Varietäten, von denen zwei nach den Azoren und Westindien weisen.

Die Tiefseeformen, welche die Valdivia im Atlantic an der afrikanischen Seite fand, folgen nach v. Martens (l. c.) dem für die Tiefseeschnecken gültigen Gesetz einer grösseren Verbreitung. *Leucosyrinx Sigsbeei* Dall und *Bela polysarca* Dautz. sind auch von der amerikanischen Seite bekannt, *Surcula Talismani* Loc., *Trophon aculeatus* Wats. und *Atys millepunctata* Loc. von Marocco, Portugal und von den Azoren.

Unter den Gastropoden, welche die Pola aus dem Rothen Meer heimbrachte, unterscheidet Sturany (l. c.) die gedredschten von den rein littoralen, im „Watwasser" erbeuteten. Die gedredschten stammen theils

*) R. Sturany, Berichte der Commission für Tiefseeforschungen. XVIII. Zoologische Ergebnisse. VII. Mollusken. I. (Prosobranchier und Opisthobranchier, Scaphopoden, Lamellibranchier). Denkschr. math.-naturw. Kl. k. Ak. Wiss. Wien. 1896. S. 1—36. 2 Taf.

Digitized by Google

aus der littoralen Zone bis 300 m, theils aus der continentalen bis 1000 m. Darunter wurde nur einmal gefischt und eine *Janthina*-Schale heraufgebracht! Von 49 Arten waren 21 neu (*Fusus* 1, *Nassa* 6, *Mitra* 1, *Columbella* 2, *Conus* 2, *Pleurotoma* 4, *Mangilia* 1, *Dolium* 1, *Solariella* 1, *Emarginula* 1, *Atys* 1). Die bekannten Arten erweitern doch unsere Anschauungen. So geht *Murex tribulus*, bisher aus dem flachen Wasser bekannt, bis 1000 m hinab, ähnlich *Turricula casta*, *Pleurotoma amabilis* und *flavidula*, während *Triton comptus* ursprünglich in der continentalen Zone von Hongkong gefunden wurde. Viele der Tiefenformen erinnern stark an solche des Tertiärs und speciell des Badener Tegels, so *Pleurotoma amabilis* an *Pleurotoma subcoronata*, *Pleurotoma violacea* an *Pl. crispata*, *Pl. Potti* an *Pl. Sanderi*; ähnlich ist es mit Arten von *Columbella*, *Triton*, *Fusus*, *Dolium*, *Cassis*. Bisweilen bleibt es zweifelhaft, ob man die recente Species nicht unmittelbar mit der tertiären zusammenwerfen soll. Von *Nassa thaumasia* nov. lebt eine kleine Form *nana* in der Littoralzone. Drei andere *Nassa*-Arten lassen sich von der gleichfalls neuen *N. munda* ableiten, so dass sie als junge Schöpfungen erscheinen. Von *Conus planiliratus* Sow. *batheon* n. var. werden die tieferlebenden Formen schlanker. *Pleurotoma inchoata* nov. zeigt in der Schalenform Convergenz zu *Columbella angularis* Sow. *Cerithium pauxillum* war bisher nur von den Philippinen bekannt.

Aus der Arabischen See hat E. Smith wiederholt Einzelheiten beschrieben.

Die Tiefen des Indischen Oceans lieferten der Valdivia (l. c.) reiches Material an Novitäten, das v. Martens beschreibt und dann zu einer Liste zusammenstellt, wobei die Grenze mit 350 m angenommen wird, (neue Formen: *Conus* 1 sp., *Pleurotoma* 2, *Surcula* 3, *Drillia* 3, *Brachytoma* 1, *Pontothauma* 1, *Genota* 2, *Leucosyrinx* 2, *Borsonia* 1, *Mangilia* 1, *Columbarium* 2, *Typhis* 1, *Nassaria* 1, *Fusus* 3, *Mitra* 1, *Voluta* 1, *Fusivoluta* 1, *Marginella* 1, *Cassis* 2, *Natica* 1, *Solarium* 1, *Scalaria* 1, *Pyramidella* 1, *Solariella* 2, *Basilissa* 1, *Cocculina* 2. *Puncturella* 1, *Ringicula* 1, *Actaeon* 1, *Volvula* 1, *Scaphander* 1). Nicht weniger als 41 von 67 sind Novitäten. Manche, wie *Surcula javana* und *Ancillaria ventricosa*, sind längst aus der Littoralregion bekannt und tauchen jetzt als Mitglieder der Tiefenfauna auf; die letztere durch ihre rothbraune Farbe scheinbar ihre Abhängigkeit vom Lichte bezeugend, steigt doch in derselben Färbung bis 462 m hinab. Die Artenzahl nimmt mit der Tiefe ab; die meisten lebenden kamen aus 400—500 m, aus 2959 m nur eine tote Schale. Von 1400 m an wird die Zahl merklich geringer, daher man vielleicht die Trennung in eine archibenthale und eine abyssale Stufe gelten lassen kann. Die Schalen sind meist dünn und einfarbig grau oder braungrau; wo Perlmutter vorkommt, scheint sie durch Ostracum und Periostracum durch.

Höchst auffallend ist der Unterschied zwischen der indischen Littoral- und Tiefenfauna. Alle solche bezeichnenden Genera, wie *Cypraea*, *Oliva*,

Digitized by Google

Murex, *Tritonium* u. v. a., fehlen unten. Die Pleurotomiden machen annähernd die Hälfte aus, wie es in keiner Fauna wieder vorkommt, ausser vielleicht in der tertiären, im norddeutschen Oligocän und im italienischen Subapennin. Manche Arten, wie das grosse *Pontothauma Chuni*, haben geradezu ihre nächsten Verwandten unter den subapenninen. Aber auch die Trochiden, Naticiden, Solariiden und Capuliden, die schon palāo- und mesozoisch am reichsten vertreten sind, fehlen nicht. Da aber auch die recenten Faunen der kalten Meere verhältnissmässig nicht arm sind an Pleurotomiden, Trochiden und Naticiden, da sie ebenso der indischen Küstenformen entbehren, so erhält die Tiefenfauna des Indic einen Charakter, der sie denen der frühern Epochen und der kalten Meere weit ähnlicher macht, als der lebenden Fauna der indischen Küsten und Korallenriffe. (Es ist dasselbe Gesetz, welches die Littoralformen der kalten Zone in die tropischen Tiefen hinabführt, wie oben vom Atlantic angegeben wurde, dasselbe, welches die wichtigste Anregung zu Neuschöpfungen unter den Schwingungskreis verlegt, unter welchem jene tertiären Fundstellen sich finden, s. u.).

Für die Beziehungen zwischen tieferem Wasser und Ufergürtel mögen noch die von Dall*) zusammengestellten Beobachtungen angeführt werden, wonach Tritonen zum Laichen aus ihrem normalen Aufenthalt in tieferem Wasser an die Oberfläche heraufkommen.

c. Pelagische Prosobranchen.

Für das Wärmebedürfniss der Vorderkiemer ist es in hohem Masse bezeichnend, dass ihre pelagischen Formen auf die Warmwassergebiete beschränkt sind. Die tropischen und subtropischen Meere kommen allein in Betracht, gelegentlich nur werden die Grenzen überschritten, am meisten im Mittelmeer, selten selbst in der Nordsee (s. u.).

Unter den pelagischen Formen lassen sich drei Gruppen unterscheiden:

1) Formen, die ihr ganzes Leben unter activer Schwimmbewegung im hohen Meere zubringen: die Heteropoden.

2) Formen, die ebenfalls ihr ganzes Leben daselbst verbringen, aber gewissermassen sessil, insofern sie gelernt haben, die weitverbreitete Fähigkeit der Schnecken, mittelst deren sie an dem normaliter beim Kriechen von der Sohle ausgeschiedenen Schleimband sich in umgekehrter Lage an der Oberfläche des Wassers halten, zu einer dauernden Schwimmvorrichtung zu verwerthen. Sie fügen dem Schleimband Luftblasen hinzu und treiben an dem Floss passiv an der Oberfläche: die Janthiniden.

3) Schwimmende Larven.

---

*) W. H. Dall, An historical and systematic review of the frog-shells and Tritons. Smithsonian miscellaneous collections 47. 1904.

Digitized by Google

1. Die Heteropoden.

Die meisten Gattungen der Heteropoden scheinen circumäquatorial zu sein. Genaueres über ihre Verbreitung im Einzelnen lässt sich wohl jetzt so wenig angeben, wie zu Keferstein's Zeiten. Die Atlantaceen scheinen überall häufig zu sein, und das hängt möglicherweise mit ihrem Vermögen zusammen, sich mit ihrem Sohlenreste, dem Saugnapf, zeitweilig an Fremdköpern, z. B. treibendem Tang, festzuheften. Die übrigen sind wohl weit mehr von Strömungen, Stürmen u. dergl. abhängig, daher sie oft zu grossen Schwärmen vereinigt vorkommen. Ob die Armuth des des Pacifics, die neuerdings wieder betont wird, z. B. von Schnee, zum Theil auf der geringeren Durchforschung beruht, bleibt noch dahingestellt. Die grösste *Carinaria*, von 53 cm Länge, erbeutete die Valdivia im Indic in einem stromlosen Gebiete in einem Verticalnetzzuge (Chun, aus den Tiefen des Weltmeeres, S. 421), so dass in der That die Entwickelung im ruhigen Wasser die höchste Steigerung erfahren dürfte. Die Tiefe ist leider nicht festgestellt, wie wir auch sonst über das Tauchvermögen der Kielfüsser ungenügend unterrichtet sind.

Von besonderem Belange scheint es mir, dass die abweichendste Form der Gruppe, *Pterosoma*, von Südostasien stammt, d. h. aus dem Ostpolgebiet (s. u.), allerdings zunächst nur ein vereinzelter Fingerzeig.

2. Die Janthiniden.

Das Floss zwingt die Janthiniden, unausgesetzt an der Oberfläche zu bleiben, wo sie sich dann, zufolge ihrer ausserordentlichen Zeugungskraft (s. o.), oft zu ungeheuren Schwärmen ausbilden, welche das Schiff tagelang durchfährt. Zwei Arten werden gelegentlich durch den Golfstrom bis an die arctischen Küsten verschlagen. Wie bei vielen eupelagischen Thieren, macht die Scheidung in Species Schwierigkeiten, daher eine nähere Auskunft über etwaige Gesetzmässigkeit in der Verbreitung vor der Hand kaum zu gewinnen ist. Doch dürfte sich auch da ein Hinweis finden lassen. Das Violett der Schale hängt sicherlich mit dem Aufenthalt zusammen. Die Janthinen sind wohl diejenigen Thierformen, die auf unserem Erdball zeitlebens gleichmässig die höchste Wärme und das meiste Licht geniessen. Da muss wohl die zweite Gattung der Familie, *Recluzia*, mit ihrer graubraunen, ungekielten, paludinenähnlichen Schale als das jüngste, noch am wenigsten veränderte Glied der Gruppe gelten. Die aber fehlt im Atlantic; sie findet sich vom Arabischen Golf bis in den Pacific.

3. Die Larven.

Als das Kennzeichen der eupelagischen Larven muss das in lange Zipfel auslaufende Velum gelten. Dadurch werden gleich einige Formen ausgeschaltet, die aus kälteren Meerestheilen stammen. Pelseneer fand unter arctischem Material eine pelagische Larve mit grossem, aber ganz-

Digitized by Google

randigem Segel, Dall fischte *Triton*-Larven in der Nähe der Aleuten, die sich durch den Schlag von „Epipodien" in Bewegung erhielten, also in beiden Fällen fehlten die Zipfel.

Unter den echten eupelagischen Larven lassen sich wieder verschiedene Stufen unterscheiden, je nach der Stärke der Metamorphose, welche der Körper, bez. die Schale durchmacht.

a. Die Larve hat bereits die definitive Schale. In dieser Hinsicht steht wohl Triforis obenan; man findet die jungen oft weit draussen im Ocean, selbst noch, bis die Schale 8 oder 9 Umgänge erlangt hat. Wahrscheinlich unterscheidet sich die Schwimmform von der erwachsenen am Ufer nur durch die Segelzipfel, die um so grösser werden müssen, je grösser das schwimmende Thier wird, je weiter es, passiv, vom Ufer entfernt wird. Das weitere Schicksal ist unbekannt; es ist aber zu vermuthen, dass die Schnecke schliesslich ihre Stabilität verliert und auf den Grund sinkt.

So wenig wir über diese Verhältnisse aufgeklärt sind, so scheint man doch annehmen zu müssen, dass weit mehr Schnecken, namentlich kleine, einen solchen Cyclus durchmachen. Denn viele der kleinen Formen, die aus tieferem Wasser beschrieben werden, *Seguenzia* z. B., die vom Boden heraufgeholt sind, gleichen den eupelagischen Minutien. Für die Abschätzung dieser wahrscheinlich recht weit reichenden Beziehung, die z. B. den Reichthum der polynesischen Inseln an Minimalformen am besten erklären würde, fehlt leider noch jeder nähere Anhalt.

b. Formen, deren Jugendschale besonders für das Schwimmen eingerichtet ist, nachher aber mit als Apex in die definitive Schale übernommen wird. Die Anpassungen bestehen im Mangel an Kalk, in Besatz mit Haaren zur Erhöhung der Schwebfähigkeit und in der für bequemeres Spiel der Velarzipfel ausgezackten Mündung: *Sinusigera*. Das diese Schalen, wie bei *Dolium* und *Triton*, gross werden können und entsprechend weite Reisen durchmachen, wurde oben gesagt (S. 709) und erklärt zum Theil das Vorkommen identischer oder vicarierender Species in Ost- und Westindien. Die Conchinborsten gehen meist an der definitiven Schale wieder verloren, während sie sich mit Kalk ausfüllt. Gelegentlich werden sie aber auch wohl erhalten und continuirlich weitergebildet, wie beim mediteranen *Triton olearium*.

Wie weit solche Larven zu tauchen vermögen oder selbst an den täglichen verticalen Wanderungen vieler Hochseethiere theilnehmen, bleibt noch unsicher; bisher sind sie nicht aus grossen Tiefen heraufgebracht worden, höchstens aus einigen 100 m. Wahrscheinlich bleiben solche, die violett sind, auch wohl violett und goldbraun in scharfer Gegenüberstellung, immer an der Oberfläche, wie die Janthinen.

Das Mittelmeer beherbergt noch eine Reihe solcher Larven, die unter verschiedenen Namen gehen; sonst sind sie mehr an die Nähe des Aequators gebunden.

Digitized by Google

c. Formen, die ihr Periostracum zu einer Schwimmschale oder Scaphoconcha aufblähen, die nachher abgeworfen wird und einer zarten Kalkschale Platz macht: die *Echinospira* der Lamellariiden. Ausnahmsweise sind sie bei Helgoland erbeutet worden, im Mittelmeer werden sie wieder häufiger. Sonst sind auch sie mehr auf die Tropen beschränkt.

Vielleicht wuchs auch diese Form früher zu einer grösseren Gestalt heran unter Beibehaltung der Larvenschale, wenigstens habe ich die von Mayer-Eymar aus ägyptischem Tertiär beschriebene *Kerunia* so gedeutet, wobei ich es offen lassen musste, ob das Thier noch ein Gastropode oder, wie der Entdecker wollte, ein Cephalopode sei.

Im Zusammenhange mit diesem Capitel muss wohl die Frage aufgeworfen werden, ob jeder abweichende Apex oder Nucleus bei Vorderkiemern auf pelagisches Larvenleben zurückzuführen sei. Dann würden z. B. die Voluten, die jetzt zum Theil riesige Embryonen vivipar oder in grossen Eikapseln hervorbringen, mit wesentlich verschiedenem Gewindeanfang, darin einen Rest aufbewahren, der für Schwimmlarven der Vorfahren zeugte. Die Antwort ist allerdings um so schwieriger, als wir jetzt auch terrestrische Pulmonaten kennen mit ähnlicher Differenz in den Schalenabschnitten.

Anhang. Uebergangsformen.

Bei der Umschau nach Formen, die vielleicht in der Gegenwart im Begriff sind, sich dem pelagischen Leben anzupassen und den Bestand des freien Oceans zu mehren, bleibt der Blick verschiedentlich haften. Einmal deutet die Heterostylie, die Verschiedenheit des Embryonalgewindes bei ganz nahe verwandten Arten, z. B. unter den Pleurotomiden, doch wohl darauf hin, dass die Erwerbung von Schwimmlarven noch im Flusse ist, sodann aber haben Bewohner der treibenden Tange in den Sargasso-Seen, namentlich *Litiopa*, gelernt, wenn sie losgerissen sind, eine Luftblase zu entleeren, die sie in Schleim einhüllen, worauf weitere Schleimabsonderung einen langen, wohl 1 m erreichenden Faden daran fügt; er erhält das Thier schwebend, bis es wieder an einer Alge landet. Ueber die Herkunft der Luftblase wissen wir nichts genaues; es ist aber zu bemerken, dass das jugendliche Janthinenfloss den gleichen Anfang zu haben scheint. Wenn man hinzufügt, dass Rissoen und Hydrobien des Littorals ähnliche Künste ausüben, so scheint hier in der That ein Anfang vorzuliegen, von dem aus die Natur neue Schwimmformen züchten könnte.

II. Die Landprosobranchen.*)

Ich halte es für das Richtige, für die Verbreitung der früher sogenannten Neurobranchien oder Landdeckelschnecken, Pneumonopomen,

*) Auf den 5 Karten VI—X bedeutet der starke Meridian den Culminationskreis, der Meridian in gebrochener Linie den Schwingungskreis (s. u. Pendulationstheorie).

Digitized by Google

Digitized by Google

auf die übliche Eintheilung des Landes in Provinzen und Regionen vollkommen zu verzichten, weil dadurch nur Stümperei und Verwirrung eintreten könnte.

Viel wichtiger ist es, wie mir scheint, der Verbreitung der einzelnen Gruppen nachzugehen, ihren Verdichtungsherden und Ausstrahlungen. Eine einigermassen statistische Karte, die wenigstens die Artenzahl für die Länder angiebt, hat Cooke geliefert (l. c.). Die trefflichste Unterlage aber finden wir in dem Kataloge, den Kobelt und Möllendorff*) ausgearbeitet haben, und dem ich hier folge. Die Aufschlüsse, die sich aus diesen Listen ergeben, würden viel weittragender sein, wenn Morphologie und Verwandtschaft gerade der kleinen Landformen nicht in fast völliger Unklarheit lägen.

Massgebend für die Landprosobranchen ist in höherem Grade als bei irgend einer anderen Weichthiergruppe die Wärme, in verticaler, wie in horizontaler Richtung. Sie gehen weder hoch auf die Berge, am wenigsten ausserhalb der Tropen, noch dringen sie weit gegen den Nord- und Südpol vor. Die spärlichen centraleuropäischen Formen dürften schon das Maximum leisten; nur in Ostasien kommt Aehnliches vor.

Unsicher bleibt die Abgrenzung weniger gegen das Süsswasser, als gegen das Meer. Es wäre wohl am richtigsten, die Littorinen mit zu den Landschnecken zu zählen, vielleicht auch die Planaxiden und noch mehr die Assimineen. Die Patellen würden einen Uebergang darstellen, insofern sie zum Theil noch freie Luft athmen. Doch folge ich lieber, um einen Anhalt zu haben, dem genannten Katalog, ohne Berücksichtigung der wenigen inzwischen dazugekommenen Arten. Gegen das Süsswasser liegt die Grenze schwierig gegenüber den auf Bäumen lebenden Neritinen aus der Section *Neritodryas*. Die Neriten verwischen die Marke wiederum am Meerestrand.

Genauere Daten stehen mir nicht zur Verfügung bei den Rhipidoglossen; doch ist leicht zu zeigen, dass ihre Verbreitung fast noch schärfer als bei den Tänioglossen bestimmten Regeln folgt.

A. Taenioglossen.

1. Fam. Geomelaniidae; 31 spec. Auf Gebirgen.

Geomelania Pfr., 21 spec. Jamaica. *Chittya* Ad. 1; Jamaica. *Scalatella* Mart. (= *Blandiella* Guppy) 9; Jamaica, Cuba, Haiti, Trinidad.

2. Fam. Truncatellidae, 77 spec. An der Meeresküste.

Truncatella Risso. Europa 2, Westmarokko 1, Canaren 1, Arabien 2, Indic 5, Borneo, Java, Malakka, Molukken, Aru-Inseln, Neuguinea je 1, Australien 3, Oceanien (Marianen bis Loyalty und Tonga) 12, Japan 2, Philippinen 2, Amur 1, Westindien 15, Californien 2, Brasilien 1, *Taheitia* 19, Philippinen 3, Marianen 4, von da zerstreut bis Ost- und

*) Kobelt und v. Möllendorff, Katalog der gegenwärtig lebend bekannten Pneumonopomen. Nachrichtsbl. d. d. malac. Ges. 1897—99.

Digitized by Google

Digitized by Google

Nordaustralien und Paumotu, *Blanfordia* 2, Japan, *Tomichia* 1, Südafrika, *Coxiella* 2, Süd- und Westaustralien, *Cecina* 1, Mandschurei.

3. Fam. Aciculidae 28.

Acme 28; Mittel- und Südeuropa 26, Algerien 2.

4. Fam. Cyclophoridae.

a. Cyclophorinae.

α. Leptopoma 95. Borneo 7, Molukken 10, Neuguinea 13, Philippinen 39, davon 16 auf Luzon, die übrigen von Ceylon, Hinterindien, Sumatra, bis zu den Salomonen; und zwar hat das Subgen. *Trocholeptopoma* seinen Schwerpunkt auf den Philippinen, *Leptopoma* s. str. auf Neuguinea und den Molukken.

β. Lagochilus 100. *Lagochilus* s. str. reicht von Nordindien über die Nicobaren bis zu den Neuen Hebriden, mit Verdichtung auf Java 8, Borneo 18, Philippinen 20, andererseits auch über Südindien mit einer Species bis zu den Canaren. *Japonia* Cambodja 2, Tongking 4, Hainan 2, China 7, Japan 1, Philippinen 4. *Cytora* Kob. et Möll. 10 von Neuseeland.

γ. Craspedotropis 2, *Leptopomatoides* 6, *Micraulax* 2 Vorderindien und Ceylon.

δ. Ditropis 21, hat im Centrum auf den Philippinen 10, ausserdem von West nach Ost: Nilquellen 1, Vorderindien 2, Natunas 1, Sulu 1 Borneo 2, Java 1, Fitzroy-Insel 1.

ε. Ptychopoma Möll. 20, davon China 18, Cambodja 1, Formosa 1.

ζ. Crossopoma 2: Sumatra, Borneo.

η. Myxostoma, vereinzelte Inselform von Pulo-Condor, südlich von Cambodja.

ϑ. Scabrina 14: Comoren 1, Assam 1, Hinterindien 5, Tongking 3, China 3, Hainan 1.

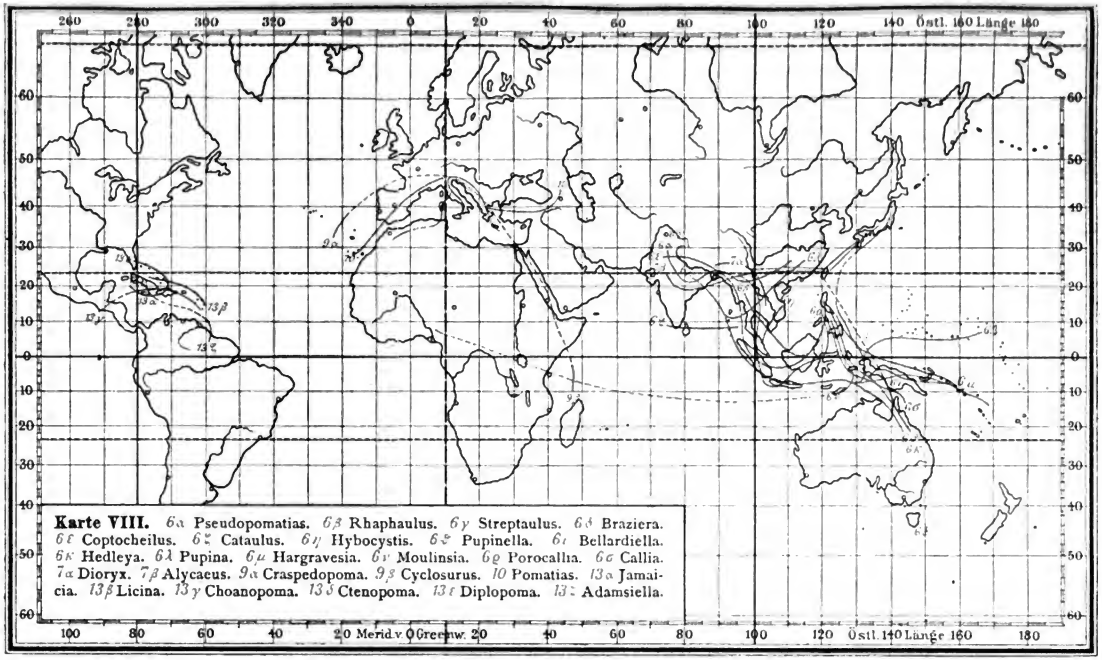
ι. Theobaldius 19: vom Himalaya bis Ceylon, daselbst das Centrum.

κ. Cyclophorus 157: einige Subgenera erheischen besonderes Interesse. *Eucyclophorus* Möll. 34 sp. reicht von Japan über die Liu-kiu-Inseln und Formosa bis Malakka und hat den Schwerpunkt in Malakka; die anderen asiatischen Gruppen gehen von Ceylon bis über die Philippinen und nach Neuguinea, *Litostylus* mit dem Schwerpunct in Vorderindien und Bengalen, *Glossostylus* auf den Philippinen, *Salpingophorus* in Hinterindien, *Cyclohelix* auf den Nicobaren und Andamanen, *Cricophorus* auf den Philippinen, *Rhytidoraphe* auf Neuguinea, dazu endlich *Aferulus* von Mart. in Ost- und Westafrika bis S. Thomé.

λ. Ostodes 15 von Neucaledonien und den Neuen Hebriden nach Samoa, den Schifferinseln und den Lord-Howes-Inseln.

μ. Aulopoma 4 auf Ceylon.

Digitized by Google



Karte VIII. *6α* Pseudopomatias. *6β* Rhaphaulus. *6γ* Streptaulus. *6δ* Braziera. *6ε* Coptocheilus. *6ζ* Cataulus. *6η* Hybocystis. *6ϑ* Pupinella. *6ι* Bellardiella. *6κ* Hedleya. *6λ* Pupina. *6μ* Hargravesia. *6ν* Moulinsia. *6ϱ* Porocallia. *6σ* Callia. *7α* Dioryx. *7β* Alycaeus. *9α* Craspedopoma. *9β* Cyclosurus. *10* Pomatias. *13α* Jamaicia. *13β* Licina. *13γ* Choanopoma. *13δ* Ctenopoma. *13ε* Diplopoma. *13ζ* Adamsiella.

Digitized by Google

b. *Pterocyclina.*

ν. Coelopoma 3: China 2, Japan 1.

ο. Pterocyclus 33: von Vorderindien und Ceylon bis China, Java und zu den Molukken.

π. Spiraculum 9: Vorderindien, Annam, Nordwest-Hinterindien.

ϱ. Rhiostoma 8: West-Hinterindien 4, Cochinchina 3, Malakka 1.

c. Cyclotinae.

σ. Platyscaphe Möll. 29: Hinterindien und Cochin 2, Borneo 2, Sulu 1, China 5, Formosa 2, Philippinen 14, Molukken 3.

τ. Cyclotus 52: die Subgenera *Pseudocyclophorus*, *Eucyclotus* und *Aulacopoma* bewohnen ein mehr oder weniger zusammenhängendes oder doch geschlossenes Areal zwischen Sumatra, Neuguinea und den Philippinen, mit Verdichtung auf Borneo, den Molukken, Philippinen und besonders Celebes. Das Subg. *Procyclotus* dagegen mit 14 Spec. ist ausgezeichnet durch die Discontinuität des Wohngebietes, mit einem östlichen Schwerpunkt in China (5), dazu Korea, Südjapan, Formosa, Tongking, Annam, Cochinchina, Malakka und einem westlichen Ausläufer in Lenkoran (2) und Astrabad (1).

υ. Opisthoporus 28: Hinterindien, Sumatra, Java bis zu den Philippinen und China, mit den Schwerpunkt in Borneo (11).

d. Cyathopomatinae.

φ. Cyathopoma 26: Seychellen 1, Ceylon 4, Südindien 19, Andamanen und Nicobaren 2.

χ. Mychopoma 5: Cap, Natal 1, Comoren 1, Südindien 2, Neuguinea 1.

5. Fam. Neocyclotidae.

a. Neocylotinae.

α. Neocyclotus 59.

Subgenus *Neocyclotus* s. str. 28: von Peru, Bolivia über Brasilien, Trinidad, Neu-Granada, Haiti bis Centralamerika und Columbien.

Subgenus *Plectocyclotus* 31, Jamaica 30, Portorico 1.

b. Amphicyclotinae.

β. Amphicyclotus 26: von Nordchile und Guayaquil über Brasilien, Venezuela, die Kleinen Antillen, Mexiko bis Columbien und Ecuador.

γ. Buckleya 2, Bogota und Ecuador.

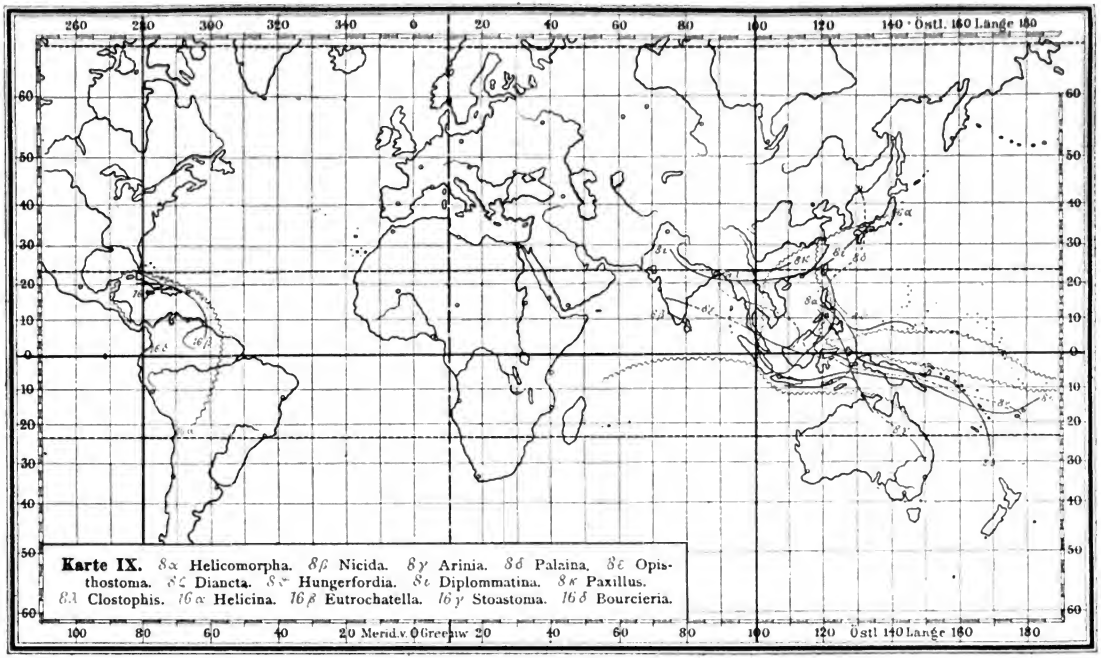
δ. Cyrtotoma 4: Südamerika.

6. Fam. Pupinidae.

α. Pseudopomatias Möll. 5: Himalaya 1, Indien 1, Annam 1, Nordwest-Hinterindien 1, China 1.

β. Rhaphaulus 10: Assam 1, West-Hinterindien 3, Borneo 6.

Digitized by Google



Karte IX. 8α Helicomorpha. 8β Nicida. 8γ Arinia. 8δ Palaina. 8ε Opisthostoma. 8ζ Diancta. 8η Hungerfordia. 8θ Diplommatina. 8κ Paxillus. 8λ Clostophis. 16α Helicina. 16β Eutrochatella. 16γ Stoastoma. 16δ Bourcieria.

Digitized by Google

γ. *Streptaulus* 1: Himalaya.

δ. *Braziera* 1: D'Entrecasteaux Inseln (Süd-Tasmanien).

ε. *Coptocheilus* 10: Himalaya 2, West-Hinterindien 1, Sumatra 1, Borneo 4, Philippinen 2.

ζ. *Cataulus* 21: Südindien 4, Ceylon 16, Nicobaren 1.

η. *Hybocystis* 6: Tongking bis Malakka.

ϑ. *Pupinella* 23.

Subgenus *Pupinella* s. st. 15: Queensland, Borneo, Neuguinea, Louisiaden, Molukken, Philippinen.

Subgenus *Pupinopsis* 8: Queensland, Nordaustralien, Neuguinea, Formosa, Japan.

ι. *Bellardiella* 1: Neuguinea.

κ. *Hedleya* 1: Nordqueensland.

λ. *Pupina* 78: Nordostindien, Nicobaren, Sumatra, Ostaustralien, Viti, Neue Hebriden, Carolinen und Marschall-Inseln bis Japan. Verdichtung in China, Hinterindien, Java, Neuguinea, Ostaustralien und namentlich auf den Philippinen (11).

μ. *Hargravesia* 4: Philippinen 2, Salomonen 1, Viti 1.

ν. *Moulinsia* (*Registoma*) 16: Philippinen 12, Molukken 1, Lombok 1, Flores 1, als westlicher Ausläufer Kamerun 1.

ϱ. *Porocallia* 3: Philippinen.

σ. *Callia* 4: Philippinen 1, Molukken 2, Lizard-Insel (Nordaustralien) 1.

7. Fam. Alycaeidae 148.

α. *Dioryx* 12: Sikkim 1, China 5, Hinterindien 5, Formosa 1.

β. *Alycaeus* 136: Himalaya 12, Vorderindien 8, Assam 26, Hinterindien 26, Annam 1, Cochinchina 1, Malakka 10, Sumatra 1, Java 5, Borneo 11, Celebes 2, Sulu 1, Luzon 4, Formosa 1, Japan 2, China 18.

8. Fam. Diplommatinidae 338.

α. *Helicomorpha* 9: Philippinen.

β. *Nicida* 12: Südindien 8, Ceylon 4.

γ. *Arinia* 24: Philippinen 19, Nordborneo 2, Celebes 1, Flores 1, Queensland 1.

δ. *Palaina* 62: Wladiwostok 1, Liu-kiu 1, Philippinen 15, Java 2, Flores 1, Molukken 2, Neuguinea 2, Salomonen 2, Ostaustralien 3, Neue Hebriden 4, Neu-Caledonien 3, Norfolkinsel 1, Viti 6, Upolu 1, Carolinen 5, Marianen 1, Palau-Inseln 12.

ε. *Opisthostoma* 23: Südindien 5, Perak 2, Borneo 16.

ζ. *Diancta* 7:

Subgenus *Eudiancta*. Kob. et Möll.: Mollukken 2, Viti 2.

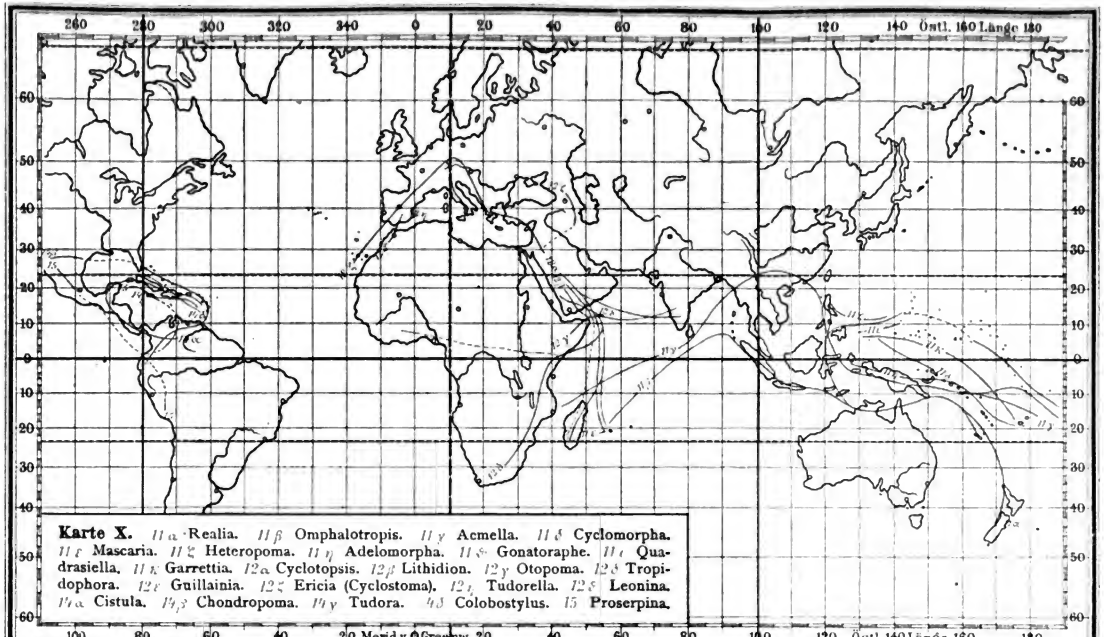
Subgenus *Paradiancta*: Philippinen 1, Nordborneo 2.

η. *Anastomella* 1: Molukken.

ϑ. *Hungerfordia* 1: Palau-Inseln.

ι. *Diplommatina*:

Digitized by Google



Karte X. *11α* Realia. *11β* Omphalotropis. *11γ* Acmella. *11δ* Cyclomorpha. *11ε* Mascaria. *11ζ* Heteropoma. *11η* Adelomorpha. *11ϑ* Gonatoraphe. *11ι* Quadrasiella. *11κ* Garrettia. *12α* Cyclotopsis. *12β* Lithidion. *12γ* Otopoma. *12δ* Tropidophora. *12ε* Guillainia. *12ζ* Ericia (Cyclostoma). *12η* Tudorella. *12ϑ* Leonina. *14α* Cistula. *14β* Chondropoma. *14γ* Tudora. *43* Colobostylus. *15* Proserpina.

Digitized by Google

Subgenera *Eudiplommatina* + *Sinica* 161: Himalaya 10 + 0, Südindien 1 + 3, Nicobaren 1 + 0, Assam 26 + 5, West-Hinderindien 15 + 2, Malakka 2 + 6, Sumatra 1 + 0, Java 0 + 6, Lombok 1 + 0, Borneo 9 + 1, Natunas, 1 + 0, Balabac 1 + 8, Sulu 1 + 0, Philippinen 17 + 30, China 0 + 17, Japan 0 + 2, Formosa 0 + 1, Neuguinea 0 + 1, Louisiaden 1 + 0. Beide Subgenera haben ein Centrum auf den Philippinen.

Subgenus *Metadiancta* Möll. 8: Assam.

Subgenus *Pseudopalaina* Möll. 15: Borneo 1, Java 1, Flores 1, Palau-Inseln 10, Neue Hebriden 1, Viti 1.

Subgenus *Moussonia* 4: Molukken 1, Aru 1, Viti 1, Samoa 1.

Subgenus *Diplostychia* Möll. 1: Luzon.

κ. Paxillus 10: Assam 2, China 2, West- und Nord-Borneo 6.

λ. Clostophis Bens. 1: Birma.

9. Fam. Craspedepomatidae 11.

α. Craspedopoma 10: Macaronesien (Azoren, Madeira, Canaren).

β. Cyclosurus 1: Mayotte, Comoren.

10. Fam. Pomatiasidae*) 48: Südeuropa, Kleinasien, Nordwest-Afrika, Canaren. Nur eine Form von Kutais und Transkaukasien, eine andere von Kreta, eine von Constantinopel, eine als besonderes Subgenus von den Canaren; gehäuft gehen sie von Griechenland (Euböa . .) über Dalmatien in die Alpen, die sie in Deutschland überschreiten; von dort senkt sich der Bogen bis Südfrankreich und die Pyrenäen nach Spanien hinab. In Italien gehen sie durch bis Sizilien, in Afrika treten sie auf in Tunis und der Kabylie. Die piemontesischen Alpen sind arm daran, Corsica hat keine, Sardinien einige Arten.

Pomatias septemspiralis hat nach v. Martens**) an der Nordseite der Alpen drei voneinander getrennte Verbreitungsbezirke: 1. den französischen und Schweizer Jura in weiter Ausdehnung, mit den anstossenden Kreide- und Tertiärgebieten, hydrographisch zu Rhône, Rhein und Seine gehörig, 2. das Kreidegebiet an der südlichen Hälfte des Vierwaldstätter Sees und 3. die östlichen Kalkalpen vom Gebiet des untern Inns an bis Wien, dagegen in den südlichen Kalkalpen ein zusammenhängendes Gebiet, östlich vom Lago Maggiore beginnend und bis Krain (und in einer Varietät nach A. Wagner bis Agram) fortgesetzt. Als isolierter Fundort, für den der Verfasser Verschleppung als Ursache vermuthet, ist endlich Kehlheim an der Donau (s. u. Pendulation) zu nennen.

11. Fam. Realiidae 189.

α. Realia 4: Neuseeland.

β. Omphalotropis 109: Mascarenen 23, Nicobaren 1, Andamanen 1, Philippinen 4, Molukken 3, Palau-Inseln 4, Marianen 15, Carolinen 5,

*) A. Wagner, Monographie der Gattung *Pomatias*. Denkschr. Akad. Wiss. Wien LXIV.

**) v. Martens, Die geographische Verbreitung von *Pomatias septemspiralis* Rouz. Nachrichtsbl. d. d. Malac. Ges. 1902. S. 166—178.

Digitized by Google

Marshall-Inseln 1, Australien 1, Salomonen 1, Santa Cruz 1, Neue Hebriden 1, Neu-Caledonien 2, Norfolk 1, Neuseeland 1, Ellice 1, Rotuma 1, Viti 13, Tonga 4, Samoa 3, Tokelau 1, Hervey 4, Societäts-Inseln, Austral-Inseln 1, Marquesas 2, Lord Hood (Paumotu) 1.

Omphalotropis rubens auf Isle de France lebt auf Bäumen, auf der Spitze der Montagne du Ponce.

Die Gattung ist durch ihre weite Verbreitung über die oceanischen Inseln ausgezeichnet. Die Zerlegung in Untergattungen geht mit der geographischen Sonderung annähernd Hand in Hand, in folgender Weise:

Subgenus *Eurytropsis:* Mascarenen, Andamanen, Nicobaren, Sumatra, Molukken, Australien, Norfolk-Insel, Neuseeland, Oceanien.

Subgenus	*Stenotropis*	Oceanien.
„	*Atropis*	Oceanien.
„	*Scalinella*	Oceanien.
„	*Paratropis*	Philippinen, Molukken.
„	*Sychnotropis*	Philippinen.
„	*Chalicopoma*	Marianen.

γ. *Acmella* 29: Comoren 1, Assam 2, Nicobaren und Andamanen 3, China 1, Philippinen 7, Marianen 1, Banda 1, Aru 1, Neuguinea 2, Neu-Caledonien 6, Societäts-Inseln 1, Paumotu 1.

Das Subgenus *Acmella* s. str. beschränkt sich auf die festländischen Theile nebst Andamanen und Nicobaren, Philippinen und Banda-Inseln, das Subgenus *Solenomphala* auf China und die angegebene Inselflur nebst einer Art auf den Canaren.

δ. *Cyclomorpha* 3; Paumotu und Fox-Inseln.

ε. *Mascaria* (*Hainesia*) 3: Madagascar 2, Mauritius 1.

ζ. *Heteropoma* 14: Luzon 4, die übrigen Philippinen 4, Marianen 6.

η. *Adelomorpha* 15: Molukken 3, Neuguinea 7, Aru 1, Bismarck-Archipel 2, Salomonen 1, Samoa 1.

ϑ. *Gonatoraphe* 6: Carolinen 1, Salomonen 1, Neue Hebriden 2, Viti 2.

ι. *Quadrasiella* 3: Marianen, Carolinen.

κ. *Garrettia* (*Diadema*) 4: Carolinen, Viti, Hervey-Insel.

λ. *Electrina* 1: Australinseln.

Bourcieria Pfeiffer 2: Ecuador. Diese Gattung wird von Fischer zu den Rhipidoglossen gestellt, wo wir sie wieder treffen werden (s. u.).

12. Fam. Cyclostomatidae.

a. Cyclotopsinae.

α. *Cyclotopsis* 8: Sokotora 2, Mascarenen 1, Südindien 5; dazu vier zweifelhafte von Mayotte und Anjouan.

b. Cyclostomatinae.

β. *Lithidion* 7: Yemen 1 oder 2, Sokotora 2 oder 3, Abd-el-Goury 1, zweifelhaft dazu Madagascar.

Digitized by Google

γ. *Otopoma* 13: Yemen 1, Hadramaut 4, Sokotora 5, Somaliland 2, Vorderindien 1.

δ. *Tropidophora* 131: Yemen 2, Sokotora 4, Aequatorialafrika 1, Britisch-Ostafrika 1, Deutsch-Ostafrika 7, Mozambique 1, Sambesi 1, Transvaal 1, Natal 2, Südafrika 3, Madagascar 71, Seychellen 2, Mascarenen 15, dazu 1 Spec. in Westafrika und 14 Spec., deren Fundorte unbekannt sind.

Von den verschiedenen Untergattungen ist *Acroptychia* mit 4 Spec. auf Madagascar beschränkt.

ε. *Guillainia* 1: Abd-el-Goury (bei Sokotora).

ζ. *Ericia* (= *Cyclostoma* autt.) 12: Canaren 3, Mitteleuropa 1, Südeuropa 4, Kaukasus 1, Talysch 1, Kleinasien 1, Syrien 1.

η. *Tudorella* 1: Balearen.

ϑ. *Leonia* 2: Südspanien, Oran, Marokko.

13. Fam. Licinidiae 123.

α. *Jamaicia* 2: Jamaica.

β. *Licina* 7: Antillen.

γ. *Choanopoma* 65: Antillen, Tehuantepec.

δ. *Ctenopoma* 34: Cuba, Jamaica, Haiti, Florida, Bahamas.

ε. *Diplopoma* 1: Cuba.

ζ. *Adamsiella* 16: Britisch-Guiana, Cuba, Jamaica.

14. Fam. Cistulidae.

α. *Cistula* 47: Guatemala, Honduras, Yukatan, Mexiko, Antillen, Venezuela, Bolivia.

β. *Chondropoma* 110: Ecuador, Venezuela, Mexiko, Guatemala, Florida, Antillen, Bahamas.

γ. *Tudora* 34: Antillen.

δ. *Colobostylus* 28: Antillen, Bahamas.

B. Rhipidoglossa.

Für die Rhipidoglossen beschränke ich mich auf die allgemeinen Angaben von Fischer. Dass er, nach der Radula jedenfalls mit Recht, *Bourcieria* hierher zieht, wurde bemerkt (s. o.).

15. Fam. Proserpinidae.

Proserpina von Jamaica, Cuba, Venezuela, die Untergattung *Proserpinella* von Mexiko, *Cyane* von Ostperu, *Ceres* von Mexiko.

16. Fam. Helicinidae.

α. *Helicina* ungefähr 500: Tropisches Amerika, Antillen, Polynesien, Australien, Tasmanien, Malaiasien, China, Japan, Inseln des Indies, Seychellen. Das Maximum liegt auf den Antillen; Afrika hat keinen Vertreter.

Subgenus *Paenia*: Honduras.
„ *Alcadia*: Jamaica, Haiti, Cuba.
„ *Perenna*: Trinidad.
„ *Schazichila*: Mexiko, Guatemala, Bahamas.
„ *Hendeia*: China.

Digitized by Google

β. Eutrochatella ca. 35: Cuba, Haiti, Jamaica, 1 Spec. von Venezuela.

Subgenus *Lucidella*: Jamaica.

γ. Stoastoma 82: 80 auf Jamaica, 2 auf Haiti und Porto Rico, 1 nach Tryon auf der Philippineninsel Opara (= der Australinsel Oparo?).

δ. Bourcieria: Ecuador.

17. Fam. Hydrocaenidae.

Hydrocaena. Die Bestimmung der Verbreitung scheint unsicher, da neuerdings viele Arten von dem Genus weggenommen und bei anderen untergebracht wurden. Die typische Art *H. cattarocnsis*, lebt in Dalmatien in der Strandzone, Bocche di Cattaro.

Subgenus *Georissa*: Ostindien. In den Khasi-Bergen bis 4000 Fuss hoch.

18. Fam. Neritidae.

Neritina: Subgenus *Neritodryas*, die Baumneritinen der Philippinen.

Die Verwerthung der vorstehenden Angaben s. u.

III. Die Prosobranchen des Süsswassers.

Wenn die Vorderkiemer des Landes an Grösse zum guten Theil hinter denen des Süsswassers zurückstehen, so fehlt den letzteren andererseits in der Sculptur des Gehäuses, und namentlich des Deckels, jener Reichthum, der eine scharfe systematische Gliederung zulässt. Dann herrscht namentlich unter den kleinen Formen keineswegs Klarheit oder Uebereinstimmung betreffs der Eintheilung. Ja, selbst die grösseren Melaniiden machen noch Schwierigkeiten genug. Um ein schroffes Beispiel anzuführen, unter den Franzosen folgt Fischer der Ansicht der Amerikaner, wonach *Ammicola* eine nordamerikanische Gattung ist, während nach ihm Locard*) eine ganze Reihe französischer Arten aufführt. Die *Paludestrinen* hält Fischer. wahrscheinlich mit Recht, in dem Umfange, wie sie von den verschiedensten Gegenden gemeldet werden, für einen ganz unsicheren Sammelbegriff. Aehnlich ergeht es mit Bythinellen u. a. Liegt die Schwierigkeit an dem bekannten ausgleichenden Einfluss des Süsswassers, das seinen Bewohnern eine gewisse Monotonie im Habitus aufprägt? Vermuthlich. Jedenfalls zwingt sie mich, bei der Aufstellung der Verbreitung vielfach auf eine schärfere Analyse zu verzichten. Um so mehr Gewicht erhalten dann allerdings alle weiteren Daten, namentlich wenn sie mit den an den marinen und terrestrischen Formen gewonnenen Hand in Hand gehen (s. u.).

Der Uebergang zwischen den fluviatilen Gastropoden und den übrigen erfolgt namentlich im Brackwasser, wenigstens hat man ihn dort am meisten beobachtet. Die Beziehungen zwischen Land und Süsswasser werden mehr vernachlässigt.

*) A. Locard, Les Coquilles des eaux douces et saumâtres de France. Paris 1903.

Digitized by Google

Brackwasserformen.

Typische Beispiele für den Einfluss des Brackwassers sind etwa die Ostsee und das Caspische Meer. In der Ostsee kommt *Hydrobia baltica* mit *Neritina fluviatilis* zusammen. Im Caspisee leben *Micromelania*, *Caspia*, *Clessinia*, *Nematurella* als umgewandelte Rissoiden. In den Tropen ist namentlich für die Mangrovesümpfe das grosse Cerithiidengenus *Potamides* mit seinen zahlreichen Untergattungen charakteristisch; darunter wurde *Cerithidea* von A. Adams auf Borneo geradezu im Süsswasser beobachtet, auf Carex umherkriechend.

Als Regel gilt es, dass der Uebergang nur von Formen der Littoralzone, speciell des Gezeitengürtels, vollzogen wird, in ganz allmählicher Anpassung, weder die Schnecken der Tiefsee, noch auch nur des unteren Littorals kommen in Betracht. So ist *Littorinidea* s. *Littorinella* eine Form der Hydrobiiden, die an geschützten Stellen vom Seewasser ins brackische übergeht, oder unter den Rissoelliden die indischen Brackwassergattungen *Fairbankia* von Bombay und *Iravadia*, oder unter den Assimineiden *Paludinella*, die in Sümpfen nahe dem Meere amphibisch haust.

Eine merkwürdige Stellung nimmt der Tanganyikasee ein. Dort lagert unter der oberflächlichen Schicht von Süsswasser eine grosse Menge schwach salzigen Wassers, das vermuthlich aus einer Zeit stammt, wo das Seebecken mit dem Ocean in Verbindung stand. Die eigenartigen Vorderkiemer, die dort in der Tiefe hausen und von denen zahlreiche Schalen beschrieben waren, sind zum Theil durch Moore untersucht worden; er kam zu dem Schluss, das sie aus dem Indic eingewandert seien, und zwar schon während der Juraperiode. E. Smith rollt aber in einer Presidential Address*) das Tanganyika-Problem, das durch Moore eine einigermassen befriedigende Lösung gefunden zu haben schien, von neuem auf und setzt seinem Landsmann kritisch sehr zu, indem er ihm vor allem vorwirft, sein Urtheil auf eine viel zu beschränkte Zahl von Gastropoden gegründet zu haben. Wenn Moore den Tanganyika-Gastropoden einen marinen Ursprung aus dem Jura zuschreiben will, so fragt Smith zunächst, warum die Muscheln sämmtlich echte Süsswassermuscheln sind, ohne irgend welchen thalassoiden oder halolimnischen Charakterzug. Dann aber stürzt er die Schlüsse im Einzelnen um, und schliesslich kommt er zu einer kritischen Reduction der besonders von französischer Seite weit übertriebenen Zahl von Gattungen und Arten. Wenn Moore die *Paramelania Damoni* und *Nassopsis* s. *Lavigeria nassa* mit jurassischen marinen *Purpurina*-Arten vergleicht, so weist er auf die Aehnlichkeit zwischen *Purpurina* und der cretaceischen potamophilen *Pyrgulifera* von Wyoming oder Ungarn hin. Die Aehnlichkeit zwischen *Bathanalia Howesi* und der jurassischen *Amberleya*, zwischen *Limnotrochus Thomsoni* und *Littorina sulcata*, zwischen *Chytra Kirkii* und

*) E. Smith, Some Remarks on the Mollusca of Lake Tanganyika. Proc. Malac. Soc. 6. 1904. S. 77—104.

Digitized by Google

Onustus, zwischen *Spekia zonata* und *Neridomus*, zwischen *Melania admirabilis* und *Cerithium subscalariforme* erklärt er für überschätzt oder unbegründet, indem er als gewiegter Schalenkenner Unterschiede nachweist oder andere Süsswasserformen von thalassoidem Habitus zum Vergleich heranzieht. Die Parallele zwischen *Tiphobia* und *Purpuroidea* soll gänzlich verunglückt sein. Die Beziehungen sind keine engern als zwischen typischen Süsswasserprosobranchen und ihren marinen Verwandten, *Clea* und *Canigera* zu *Nassa* und *Buccinum*, *Melania* zu *Cerithium*, *Vivipara* zu Turbiniden und Trochiden, *Ampullaria* zu *Vivipara*, *Bythinia* zu *Littorina*, *Valvata* und *Bythinia* zu den Rissoiden. Noch leichter war der Versuch von Nicolas, der die sämmtlichen thalassoiden Gastropoden des Sees in eine Familie Tanganyikiden vereinigt und diese in Buccinopsidae, Nassopsidae, Muricidopsidae u. s. w. zerlegt, als absurd zurückzuweisen. Höchst erfreulich ist aber die Reduction der Formen, die sich auf Grund von Autopsie durchführen liess und im Einzelnen mit ausführlicher Synonymik begründet wird. Sie findet ihren Ausdruck in folgender Tabelle:

Berechtigte Gattungen	Arten beschrieb.	Arten berechtigt.	Berechtigte Gattungen	Arten beschrieb.	Arten berechtigt.
Anceya Bourg.	2	2	*Lechaptoisia* Ancey.	1	1
Baizea Bourg.	2	2	*Leroya* Grandid.	2	1
Bathanalia Moore	1	1	*Limnotrochus* Smith	3	1
Bridouxia Bourg.	4	1	*Paramelania* Smith	5	3
Burtonilla Smith	1	1	*Randaerlia* Bourg.	2	2
Bythoceras Moore	2	2	*Rumella*	7	1
Chytra Moore	1	1	*Spekia* Bourg.	7	1
Edgaria Bourg.	42	10	*Stanleya* Bourg.	3	3
Girandia Bourg.	14	8	*Syrnolopsis* Smith	8	2
Hirthia Ancey	2	2	*Tanganyicia* Smith	34	1
Joubertia Bourg.	3	3	*Tiphobia* Smith	4	1
Lavigeria Bourg.	8	8			

Gestrichen werden dabei 9 Gattungen als Synonyme, nämlich:

Bourguignatia Gir. = *Paramelania*, *Nassopsidea* Mart. = *Edgaria*.
Cambieria Bourg. = *Tanganyicia*, *Nassopsis* Smith = *Lavigeria*.
Coulboisia Bourg. = *Stanleya*, *Ponsonbya* Ancey = *Baizea*.
Hauttecoeuria Bourg. = *Stanleya*, *Reymondia* Bourg. = *Girandia*.
Horea Smith = *Lechaptoisia*.

Leider ist auch durch diese Kritik das Problem selbst kaum gefördert, geschweige denn gelöst worden.

Digitized by Google

Eigentliche Süsswasserfauna.

a. Rhachiglossen.

Während Toxoglossen im Süsswasser gänzlich fehlen, kommen ein ein paar Rachiglossen darin vor; sie werden von Fischer zu den Nassiden gestellt; doch weist Cooke darauf hin, dass zwar *Nassodonta* in der Bezahnung sich an *Nassa* anschliesst, *Canidia* und *Clea* aber, über deren generische Trennung noch Zweifel herrscht, an *Cominella*. Von den ersteren leben ein Dutzend Arten zusammen mit *Paludina*, *Unio* und *Anodonta* in Indochina, Indien, Borneo und Java, *Nassodonta* im Peiho im Innern von China unter 29° n. Br.

b. Tänioglossen.

Ampullariidae.

Als eine Form, die halb dem Wasser, halb dem Lande angehört und zugleich die grösste unter den potamophilen ist, muss *Ampullaria* gelten.

Dall*) giebt neuerdings eine Eintheilung der Ampullarien in Gattungen und Untergattungen, wobei sich die Morphologie einigermassen mit der Verbreitung deckt. Die Gattung *Pila* hat das Operculum aussen verkalkt, dazu gehört als Subgenus *Saulea*; die übrigen haben einen aussen „hornigen" Deckel. Danach stellt sich die Verbreitung:

Pila	Asien
Subgenus *Saulea*	Sierra Leone.
Ampullaria	Mississippi.
Sectio *Ceratodes*	Südamerika.
„ *Lymnopornus* (nov.)	Peru.
„ *Pomella*	Laplata.
Subgenus *Asolena*	Laplata.
Lanistes (Schale linksgew. trochoid)	Afrika.
Subgenus *Meladomus* (bulinoid)	Afrika.

Für die amerikanischen Formen ist v. Jhering's Ergebniss von Interesse, wonach die Arten des Paraguay und Laplata nichts mit denen des benachbarten gebirgigen Ostbrasiliens gemein haben, sondern zu denen des Amazonenstroms gehören.

Paludinidae.

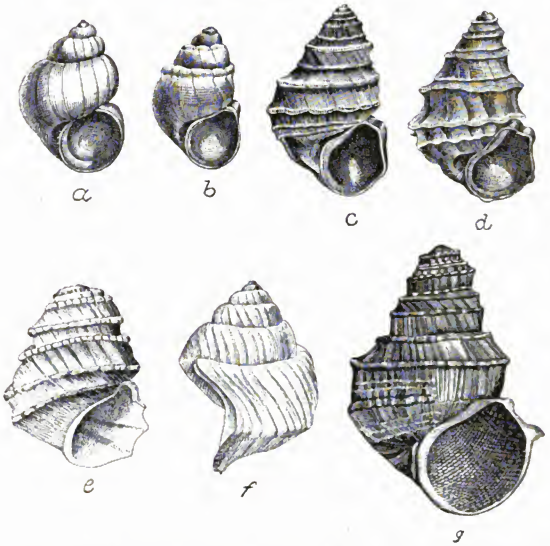
Wie die Ampullarien, sind die alten, seit dem Jura in continuirlicher Folge bekannten Paludinen reine Continentalformen. Sie fehlen nur in Südamerika und in Nordamerika westlich vom Felsengebirge. Die eigentlichen Paludinen, häufig als Vivipara bezeichnet, sollen in Europa 2, in Amerika 3, im Orient noch mehr dunklere Längsbänder in der Schale haben. Doch gehen sie schon in Europa etwas darüber hinaus. Die

*) W. H. Dall, Notes on the Genus *Ampullaria*. Journ. Conchol. 11. 1904. S. 50—55.

Digitized by Google

grösste meridionale Verbreitung liegt wohl in Afrika—Europa; freilich fehlt die Gattung in Norwegen, dafür taucht sie im Tanganyika auf, von wo sie noch neuerdings E. Smith citirt (s. o.). Im Osten tritt eine Scheidung ein auf Celebes, wo nach Sarasin's*) nördlich andere Formen

Fig. 166.



a—d Formen der *Paludina Neumayri* aus den pliocänen Paludinenschichten von Westslavonien. *e Tulotoma* von Alabama. *f Neothauma* vom Tanganyika. *g. Margarya* von Yünnan.

leben, als südlich, die südlichen gehören zu den javanischen. Der Unterschied liegt im Operculum. Bei den Nordformen ist die Befestigungsstelle des Muskels eine andere, ein kreisförmiges, gekörneltes Feld schliesst noch eine glatte Stelle ein; bei den Südformen ist die ganze entsprechende Fläche rauh. Kleinere, mehr conische Formen aus den Vereinigten Staaten werden als *Melantho*, und mit schwacher Kielung als *Lioplax* abgetrennt. Ihnen entspricht annähernd *Cleopatra* aus dem Nil, Ostafrika und dem Tanganyika. Berühmt geworden sind die stärker gekielten fossilen Formen aus den Congerienschichten Slavoniens, die Neumayr bekannt gab, als Beispiele für fortlaufende Umwandlung der Arten. Diese Formen haben aber noch deutliche Parallelen in der Gegenwart, in

*) P. und F. Sarasin, Die Süsswassermollusken von Celebes. Wiesbaden 1898.

Digitized by Google

der amerikanischen *Tulotoma* und der östlichen *Margarya* aus dem Talisee in Yünnan (s. u. Pendulation).

Endlich ist noch aus dem Tanganyika das merkwürdige *Neothauma* zu erwähnen, welche E. Smith neuerdings von acht Arten auf eine reducirte (l. c.). Schalenkiel und Mündungsausschnitt erinnern an *Janthina*.

Fam. Valvatidae.

Die durch ihren Hermaphroditismus, ihre randständige Kieme und dergleichen als alterthümlich charakterisirten Valvaten tauchen in den Purbeckschichten auf; jetzt ist die Gattung in der nördlichen Erdhälfte verbreitet, reichlich noch in Sibirien, in Europa durch ganz Finland und Norwegen. Nur das Subgenus *Lyogyrus* Gill. überschreitet den Aequator; es findet sich in den Vereinigten Staaten und Neucaledonien, fossil im Pariser Becken.

Fam. Littorinidae.

Diese Charakterschnecken der Meeresküste haben wohl eine verwandte Form in der halolimnischen Region des Tanganyika, *Limnotrochus* (s. o.). Viel auffälliger ist aber die Gattung *Cremnoconchus*, denn sie lebt in Ostindien auf den Ghats, an Felsen, die von Süsswasser bespült werden.

Fam. Assimineidae.

Aehnlich wie *Cremnoconchus* verhält sich *Acmella*, die vermuthlich in die Familie echter Strandschnecken gehört. Sie lebt hoch auf den Khasibergen in Ostindien zwischen Moos.

Fam. Hydrobiidae, bez. Rissoidae.

Inwiefern es berechtigt ist, eine ganze Reihe mittlerer und kleiner Süsswasserschnecken mit den Hydrobien zu vereinigen, wie es Fischer thut, muss die Zukunft lehren. Vielleicht ist Tryon's Eintheilung (Manual II) besser, wenn er als Familie die Rissoiden wählt und sie in eine Anzahl von Unterfamilien spaltet. Es tritt dadurch die Verwischung der Grenze zwischen Meer und Süsswasser, ja zwischen beiden und Land, in diesem ganzen Complex deutlich hervor, weshalb ich ihm folgen will.

Subfam. Bythiniinae.

Bythinia. Alte Welt; Europa, Südasien, Australien, vom Tanganyika bis Dänemark und Schweden. Davon ist *Gabbia* als Subgenus abgezweigt, mit wenig verschiedenem Operculum: Australien, Oberägypten.

Stenothyra, eine kleinere Form von Süd- und Südostasien.

(Subfam. Skeneidae. *Skenea* marin. England, Norwegen, — Korea.)

(Subfam. Rissoininae. *Rissoina* marin, in warmen und gemässigten Meeren. *Eatoniella* Kerguelen.)

(Subfam. Rissoinae, marin. *Rissoa* weit verbreitet, besonders nördlich boreal. *Nevillia* Mauritius, Isle de Bourbon. *Putilla* Japan.)

Subfam. Hydrobiinae.

Littorinidea (*Littorinella*) marin und brackisch (s. o.).

Hydrobia brackisch, überall.

Digitized by Google

Emmericia gehört mit *Tournoueria* und *Staliola* zu den kleinen Formen von Dalmatien und Südosteuropa, welche Brusina in continuirlicher Folge aus dem Tertiär bis zur Gegenwart verfolgen konnte.

Bythinella, zahlreiche kleine Formen aus Quellen, am reichsten in Mitteleuropa, bez. Deutschland, wenig in Frankreich. Die amerikanischen Formen, welche bis Californien gehen, sind wegen etwas abweichender Radula als *Stimpsonia* abgezweigt. *Vitrella* umfasst die blinden Höhlenformen aus Südwestdeutschland, bez. dem schwäbischen und Schweizer Jura einerseits, und den östlichen Kalkalpen und vermuthlich dem Karst andererseits. *Paulia* Bourg., einige minimale, schlanke Formen aus französischen Strömen (Locard. l. c.). *Belgrandia* Bourg., zahlreiche, kleine nicht ganz so schlanke Formen aus französischen Gewässern. *Lhoterellia*, eine kleine, lang conische Schale aus den Alluvionen der Rhône nördlich von Lyon. *Paluacstrina*, nach Tryon auf Westindien und Südamerika beschränkt, nach Locard auch in Frankreich reich vertreten, auch aus England angegeben, eine unsichere Gattung.

Tricula montana Benson. Ostindien. *Pachydrobia*. Siam und Cambodja.

Pyrgula, kleine gekielte Formen aus den oberitalienischen Seen, ferner nach Locard eine aus Südfrankreich, zwei von den Pyrenäen. Dazu Westindien und Südamerika.

Paladilhia Bourg., kleine, schlanke Formen, nur aus Frankreich in losen Schalen bekannt.

Lartetia Bourg., kleine, schlanke Formen mit bauchigen Umgängen. Frankreich.

Moitessieria Bourg., ähnlich, doch mit hammerschlägiger Sculptur. Frankreich.

Bugesia Paladilhe, eine kleine Form aus Frankreich, tot gesammelt, mit knotigen Längsrippen. Locard stellt sie, wohl mit Recht, zu den Melaniiden.

Baikalia v. Mart., mit einer Anzahl von Subgenera aus dem Baikalsee. Dazu stellt Tryon die halbfossile *Tryonia* Simpson aus Südcalifornien.

Potamopyrgus Simpson. Cuba. Neuseeland. Dazu verschiedene fossile, *Pyrgidium*, *Prososthenia*. *Fossarulus* Neumayr aus österreichischem Tertiär.

Amnicola lebt nach Tryon in den Vereinigten Staaten, einschliesslich Californien. Locard beschreibt eine Anzahl aus Frankreich.

Subfam. Lithoglyphinae.

Lithoglyphus, Südosteuropa bis Deutschland. Südamerika.

Gillia, östliche Vereinigte Staaten.

Somatogyrus, Centraltheile der Vereinigten Staaten.

Fluminicola, Oregon und Californien.

Cochliopia, Californien.

Lacunopsis, Cambodja, dazu soll *Spekia* aus dem Tanganyika gehören.

Digitized by Google

Subfam. Pomatiopsinae.

Pomatiopsis, Vereinigten Staaten, Centralamerika.

Fam. Melaniidae.

Wenn die Autoren die Melaniiden zusammenstellen, sind sie ängstlich bemüht, trotz morphologischer Uebereinstimmung alle Formen auszuschliessen, die nicht bestimmt im Süsswasser hausen. Als wenn das einen wesentlichen Unterschied machte! *Tiphobia* aus der brackischen Tiefe des Tanganyika lässt man unbeanstandet durchgehen. Derartige Bedenken erschweren das Verständniss genau so, wie manches Fragezeichen bei Hydrobiiden, ob sie etwa auf dem Lande lebten und deshalb auszuschalten seien.

Die Strepomatiden s. Pleuroceriden, die sich durch einen glatten Mantelrand und die Eiablage von den Melanien unterscheiden, rechne ich dazu, im Anschluss namentlich an die Erörterungen von Jhering's.

Jhering will die zahlreichen Sectionsnamen nicht gelten lassen, sondern der Hauptsache nach drei Gruppen anerkennen, zunächst die echten Melanien; vielleicht in Ecuador mit einer Art und fossil in Chile vertreten, haben sie eine reiche Entwickelung in den warmen Ländern der alten Welt bis Oceanien und Neuseeland. Fossil reichen sie bis in den oberen Jura zurück. Die Gruppe wurde von P. und F. Sarasin als *Neomelania* bezeichnet. Die Vertreter dieser Reihe, die im europäischen Tertiär sich finden, leben jetzt in Südostasien u. s. w. Hierher gehören *Faunus* von Ceylon und den Philippinen, mit den Subgenera *Melanatria* von Madagascar, *Paludomus* von Indien und Indochina, mit *Philopotamis* von Ceylon und Sumatra, *Tanalia* von Ceylon, *Stomatodon* von Ostindien. Eine Form von *Melania* geht bis Oesterreich, Krain u. s. w.

Die zweite Gruppe ist *Sphaeromelania* Rovereto = *Pachychilus* Lea = *Pelacomelania* Sarasin. Dazu gehört vermuthlich auch *Doryssa*. *Sphaeromelania* ist centralamerikanisch und reicht vereinzelt bis Brasilien. *Doryssa* bewohnt Brasilien und Guayana.

Die dritte Gruppe bildet *Hemisinus* mit *Melanopsis*. *Hemisinus* erreicht seine Nordgrenze wieder in Oesterreich, ausserdem bewohnt er ein discontinuirliches Areal, Süd- und Mittelamerika und die Seychellen. *Melanopsis* hat eine ähnliche discontinuirliche Verbreitung, jedoch weiter nach Osten verschoben, mit derselben Nordgrenze: Spanien, Oesterreich, Nordafrika, Kleinasien, Neucaledonien, Neuseeland.

Nord- und Centralamerika haben jetzt die Pleuroceriden, die fossil sich auch in Europa finden, für sich. In Nordamerika gab es anfangs auch Melanien, aber die verschwinden allmählich immer mehr zugunsten der Pleuroceriden, die zumeist Charakterschnecken der Oberläufe der Flüsse sind.

Dazu wären etwa noch zu nennen: *Tylomelania* Saras. von Celebes, *Claviger* von Westafrika, *Tiphobia* mit *Melania* und *Paramelania* vom

Digitized by Google

Tanganyika; endlich *Larina* aus australischem Brackwasser und hauptsächlich wohl wegen des Vorkommens bei Paludiniden und Naticiden herumgeworfen.

c. Rhipidoglossen.

Fam. Neritidae und Neritopsidae.

Das Wesentliche an der Verbreitung dieser Familien ist, soweit es das Medium angeht, der Einschluss von Land-, Süsserwasser- und marinen Littoralformen. Ich will gleich hinzufügen, dass möglicherweise auch Tiefseeschnecken hierher gehören, nämlich die nächstverwandte Familie der Cocculiniden. Fossil gehen die Neriten bis in die Trias, die Neritopsiden bis in das Carbon und Devon, und wenn man mit Fischer, vermuthlich mit vollem Recht, *Maclurites* hierher rechnet, bis in das Silur und Cambrium zurück, eine grossartige Perspective.

Nerita, Küstenschnecken aus tropischen Meeren, Antillen, Westafrika, Indic, Rothes Meer, Australien, Polynesien, Westamerika.

Neritina ist die Gattung, welche die ganze biologische Scala durchläuft, daher die Sectionen zu verfolgen sind:

Section: *Neritina* s. str., *Cithon* (mit bedornter Schale), *Theodoxus* (*N. fluviatilis*) fluviatil.

Section *Puperita*, marin.

„ *Neritodryas* terrestrisch, auf den Philippinen.

„ *Neritilia*, eine Form ohne Apophyse des Operculums, Guadeloupe.

Subgenus *Neritona*, *Neritona*, *Clypeolum*, Oceanien, potamophil.

„ *Alina*, Centralamerika, potamophil.

„ *Dostia*, Ostindien, Indochina, brackisch.

„ *Smaragdia*, Antillen, Mittelmeer, Oceanien u. s. w., marin. (Die Augen sessil, nicht auf Augenträgern.)

Septaria s. *Navicella*, die Formen, welche das starkfliessende Wasser bevorzugen und daher nach Semper ihr Operculum nicht mehr benutzen, kommen vor in Ostindien, Mauritius, Bourbon, Molukken, Australien, Neucaledonien, pacifische Inseln. Sie fehlen in Amerika.

Neritopsis, Indische Meere, Oceanien, marin.

Alle diese, oder doch ein guter Theil dieser zoogeographischen Thatsachen, soweit sie systematisch controlirt sind, erhält im Folgenden, wie ich glaube, Begründung und Aufklärung.

IV. Die Pendulationstheorie und ihre Bedeutung für die Verbreitung der Vorderkiemer.

Paul Reibisch*) kam aus Gründen der Geologie und der Vertheilung der Hebungs- und Senkungslinien zu dem Schluss, dass die

*) P. Reibisch, Ueber ein Gestaltungsprincip der Erde. Ber. des Ver. für Erdkunde. Dresden 1901.

Digitized by Google

Erde zwei feste Pole habe, Ecuador und Sumatra, die Endpunkte der grössten Erdaxe, und dass die Erde in langsamen Schwingungen dazwischen hin- und herpendelt. Wir in Deutschland, unter dem Schwingungskreis, machen die stärkste Bewegung durch; während der Eiszeit lagen wir weiter nördlich, im Tertiär weiter südlich u. s. w. Mir leuchtete die Theorie sofort ein, da sie eine grosse Menge zoogeographischer Thatsachen mit einem Schlage zu erklären vermag. Als Ursache der Pendulation betrachte ich*) Afrika, das, seinem geologischen Aufbau zufolge, als uralter Continent zu gelten hat und von mir als ältester in Anspruch genommen wurde. Ohne Afrika würden die westliche und die östliche Hemisphäre die gleiche Configuration haben. Südamerika entspricht dem australischen Continent mit der alten Küstenlinie über Neucaledonien nach Neuseeland (s. a. Karte III). Die Gebirgszüge von Ecuador bis Alaska hinauf entsprechen denen von Sumatra über den Himalaya nach dem Kaukasus, den Alpen, Pyrenäen, dem Atlas, Spanien, Schottland bis Skandinavien. Die Ungleichheit erklärt sich daraus, dass der ganze Zug durch Afrika beeinflusst wurde, an das er sich anschmiegte. Punkte, welche zum Ostpol Sumatra und zum Westpol Ecuador gleiche Lage haben, nannte ich identische Punkte. Sie sollen hier nur für die Mollusken berücksichtigt werden. Das Hypothetische der Theorie ist inzwischen, wie ich glaube, beinahe beseitigt worden durch den Umstand, dass im gleichen Jahre mit P. Reibisch Kreichgauer ein Buch veröffentlichte über „Die Aequatorfrage in der Geologie". Darin sucht er zu beweisen, dass im Laufe der Erdentwickelung der Nordpol allmählich nach dem Südpol gewandert sei und umgekehrt. Wenn er auch diese Verschiebung auf einer ziemlich complicirten Kurve sich vollziehen lässt, so bewegt sie sich doch im Wesentlichen in der Ebene des Schwingungskreises; die Schwingpole Sumatra und Ecuador bleiben, ohne dass Kreichgauer ihrer gedenkt, die gleichen. Für die geographisch-phylogenetische Beweisführung schaffen also wieder geologische Hypothesen die gleiche Unterlage, und erst eine schärfere Anwendung der daraus folgenden biologischen Principien auf die Paläontologie würde entscheiden können, ob die Wanderung der Drehpole (Nord und Süd) auf dem Schwingungskreis continuirlich in einer Richtung oder in abwechselnden Pendelbewegungen erfolgte.

Die Principien, die sich aus der Bewegung ergeben, sind in der Hauptsache die folgenden:

*) Simroth, H., Ueber das natürliche System der Erde. Verhdlgn. d. d. zool. Ges. 1902. S. 19—41.

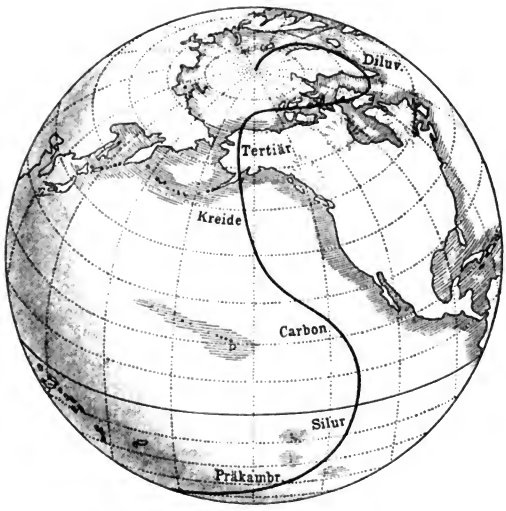
—— Ueber die wahre Bedeutung der Erde in der Biologie. Ann. der Naturphilos. I. 1902. S. 241—276.

—— Ueber Gebiete continuirlichen Lebens u. s. w. Biolog. Centralbl. 22. 1902. S. 239—278.

Digitized by Google

Um Ost- und Westpol sind Gebiete ewiger Tropen, in welchen sich die Tropenbewohner aller Zeiten sammeln müssen, daher wir hier eine besondere Anreicherung alterthümlicher Formen finden.

Karte XI.



Die Bahn des Nordpols. Nach Kreichgauer.*)

Von hier aus suchen sich die Thiere gleichmässig um den Aequator auszubreiten; dabei gerathen sie allmählich unter um so grössere Verschiebung des Klimas, je weiter sie nach dem Schwingungskreis vorrücken. Die Anregung zur Umwandlung steigert sich also nach diesem Kreise zu, der durch Afrika, Europa und die Beringstrasse geht.

*) Bemerken möchte ich wenigstens, dass noch eine Nebenrechnung einzutreten hat, die kurz angedeutet sein mag. Nach astronomischer Feststellung beschreiben jetzt Nord- und Südpol, die Drehpole, welche die Biogeographie im Allgemeinen als fest betrachtet, Kreise mit einem Ausschlag von ca. 23°. Danach müssen wohl Ost- und Westpol, die Schwingpole, die nach der Pendulationstheorie die festen Pole werden, nur in demselben Sinne fest werden, wie man jetzt die Drehpole betrachtet, d. h. die entsprechenden Kreise beschreiben. Zunächst mag die Complication unberücksichtigt bleiben. Doch dürfte auf diese secundäre Bewegung die unregelmässige und complicirte Curve zurückgehen, in der Kreichgauer die Pole immer in Nähe des Schwingungskreises wandern lässt. Er erhielt die Curve, indem er aus der geologischen Vergangenheit sechs Stichproben entnahm und die jedesmalige Lage des Aequators bestimmte. Eine fortlaufende Determination hätte wahrscheinlich als Curve eine Schraubenlininie ergeben, auf der die betreffenden Punkte der Stichproben liegen. Es ist klar, dass die Verbindung von sechs beliebigen Schraubenpunkten eine sehr unregelmässige Figur geben kann.

Digitized by Google

Der Umstand, dass die Nord-Süd-Axe der Erde kleiner ist, als die Aequatoraxe, bringt es mit sich, dass diese Verschiebungen nicht nur innerhalb desselben Mediums, Land und Wasser, erfolgen, sondern dass, ebenso mechanisch, ein Untertauchen unter den Meeresspiegel und ein Wiederauftauchen geschieht. Denn da bei der Verschiebung der Erdaxe im Schwingungskreise das Wasser leichter die jedesmalige Geoidform einnimmt als die starrere Erdkruste, die erst nach und nach einigermassen dieser Gestalt sich zu fügen vermag, so ergiebt sich für die Erdpunkte, die nach dem Nord- oder Südpole zu schwanken oder sich in polarer Pendulation befinden, ein immer stärkeres Emporstreben, für diejenigen aber, die dem Aequator, also äquatoriale Schwankung durchmachen, ein allmähliches Untertauchen. Land- und Wasserthiere werden also durch solche kosmische Bewegung, so weit sie es vermögen, ineinander übergeführt.

Die atlantisch-indische Erdhälfte ist, wegen der Entstehung des Lebens auf dem Lande, die fortgeschrittenere gegenüber der pacifischen Hälfte.

Man kann die jetzige Configuration des Landes auch von dem Gesichtspunkte aus auffassen, dass man dem Meere das mechanische Bestreben zuschreibt, die Symmetrieform der Erde herzustellen, wie sie sich ergeben würde aus der Pendulation um die beiden Schwingpole. Dem Meer ist es bereits einigermassen gelungen, den Pacific in dieser Weise auszugestalten. Noch arbeitet es daran, die Westküsten dieses Oceans, die durch die etwas nach Osten überwiegende excentrische Lage Afrikas zu weit östlich gerückt sind, zu corrigiren, daher die Bruchränder und Inselguirlanden an der asiatischen Ostküste und die alte Küstenlinie des australischen Continents über Neuguinea, Neucaledonien bis Neuseeland. Auf der atlantischen Seite ist diese Correctur weit weniger gelungen, eben weil der afrikanische Klotz im Wege steht. Wohl aber lässt sich leicht zeigen, von submarinen, alten Küstenlinien ganz abgesehen, dass die Einbrüche im Nordatlantic erst in verhältnissmässig junger Zeit stattfanden. Scharff u. a. fordern und construiren verschiedene Landbrücken zwischen Europa und Nordamerika, die älteste von ihnen machte noch im Miocän die Azoren landfest. Jetzt braucht man nur diese Landbrücken gelten zu lassen und im Lichte der Pendulationstheorie zu verfolgen. Im Miocän lag unsere Erdhälfte weit südlicher, und jene Landbrücke fällt in die Tropen.

Wenn es also sicher erscheint, dass das Festland bei den polaren Schwankungen, wo es aus dem Wasser emportauchte, infolge der Centrifugalkraft fortdauernd Stauungen und Einbrüchen unterlag und noch unterliegt, so ist es andererseits überflüssig, im Sinne der bisherigen Geologie mit localen Hebungen und Senkungen zu rechnen, ja wir werden zunächst, um Complicationen zu vermeiden, die Speculationen über früheren Landzusammenhang u. dergl. möglichst beiseite lassen. Ausser den genannten im Nordatlantic erwähne ich nur einige wenige. Vor allem

Digitized by Google

ist anzunehmen, dass am Südpol mancherlei Einbrüche stattgefunden haben. Die oben angeführten Ergebnisse der letzten Südpolexpeditionen weisen mit Sicherheit darauf hin, dass das antarctische Festland, ganz im Sinne der Theorie, zwei Landverbindungen hatte, mit der westlichen und östlichen Erdhälfte, d. h. mit Südamerika und mit Australien, nicht aber mit Afrika, von dem es durch tiefes Wasser getrennt ist (s. o.). Die australische Brücke reichte wohl anfangs bis Neuseeland; infolge aber der oben besprochenen Correctur brach der östliche Theil zunächst ein; länger blieb der westliche Theil erhalten, d. h. die Verbindung mit Tasmanien, wie sie Hedley a. a. annimmt. Es ist also keineswegs nöthig, mit v. Jhering u. a. Neuseeland durch einen breiten Continent quer durch den Südpacific mit Chile zu verbinden. Dass aber das antarctische Land gleichwohl durch Einbruch geschrumpft sein muss, ergiebt sich ohne weiteres. Denn wenn das Südpolarland nach der pacifischen oder nach der indisch-atlantischen Seite zu pendelt, wie es nach der Theorie früher geschehen sein muss, so kommt es unter allen Umständen bei äquatorialer Schwankung tiefer unter Wasser, so dass an jene Landbrücken nicht zu denken wäre. Es muss also ein Verlust durch Einbruch eingetreten sein. Nur haben wir keineswegs nöthig, phantastisch mit hypothetischen Continenten zu rechnen, sondern brauchen nur die nachgewiesenen Verhältnisse ein wenig zu verstärken, um alle Bedingungen für eine theoretische Erklärung zu erfüllen und die beiden Landbrücken zu erhalten.

Dass der Pacific früher in der oceanischen Inselflur noch mehr zusammenhängendes Land besessen hat, ist sehr wahrscheinlich, und sowohl die Lagerung der Inseln (vergl. Karte), als die Verbreitung der Schnecken (s. u.) scheint anzudeuten, dass zwar die Linie Neuguinea—Neuseeland einen alten Küstensaum Australiens darstellt, indess noch nicht den ältesten; dieser wäre vielmehr in der Inselflur zu suchen. Aber dem Wasser gelang eben die Correctur auf dieser Seite früher, als auf der atlantischen, wahrscheinlich zunächst nahe der amerikanischen Küste, erst später immer weiter nach der asiatischen Seite, aber in Continuität mit dem Process, den wir jetzt noch andauern sehen. Diese älteren Festlandlinien lasse ich, als zu unsicher, vorläufig noch aus der nachfolgenden Rechnung weg. Sie vollzogen sich vermuthlich bereits in der Secundärzeit.

Immerhin kann man nachrechnen, dass sich in der Nordhälfte des Pacific ähnliche Landverbindungen zwischen Asien und Amerika, u. a. zwischen Japan und Californien ausspannten, wie im Atlantic zwischen Amerika und Europa. Die Brücken bestanden wohl während unserer Tertiärzeit, als entsprechend der Nordpacific weiter nördlich lag und sein Boden aus dem Wasser auftauchte. Wenn auch diese Verbindungen sich zunächst nur theils aus der Theorie, theils aus der Biogeographie ableiten lassen, so scheinen doch die Sandwichinseln, nahezu unter dem

Digitized by Google

Schwingungskreis, den letzten Rest einer solchen Küstenlinie darzustellen, zu vergleichen etwa den heutigen Alëuten oder den Priwilof-Inseln.

Ziemlich einfach gestalten sich die Verhältnisse im Indic. Während unserer Eiszeit lag der Südrand von Asien weiter nördlich, also, da es sich um die nördliche Erdhälfte handelt, weiter aus dem Wasser heraus. Das ist das oft erwähnte alte Lemurien. Die Tiefenkarte, wie sie etwa in Chun's Reisewerk (Aus den Tiefen des Weltmeeres) gegeben wird, zeigt einen mehrfachen Zusammenhang. Bei südlicherer Lage, im Tertiär, hing Madagascar über Mauritius und die Seychellen vermuthlich durch eine Brücke mit Ceylon zusammen, während der Glacialzeit war dagegen diese Brücke ganz oder zum grossen Theil unter Wasser, dagegen tauchte das Vorland von Asien zwischen Sokotra und Indien heraus, und Ceylon war durch eine Brücke mit den Nicobaren und Hinterindien verbunden; so wenigstens kann man es aus der Karte herauslesen. Freilich wäre es besser, eine Karte zu construiren, auf welcher nicht eine bestimmte Meerestiefe verzeichnet ist, sondern eine Linie, die sich von Sumatra aus immer weiter nach Westen senkt. Doch habe ich zunächst auf eine solche verzichtet. Seit der Eiszeit rückt diese Küste immer tiefer unter das Wasser, entsprechend entstand jetzt erst der südliche Durchbruch des Rothen Meeres bei Aden, und der Persische Golf erscheint als ein junger Einbruch oder war doch während der Glacialzeit weit kleiner.

Während unserer Eiszeit*) hatte der Tanganyika eine Lage näher dem Aequator. Damit war er tiefer eingesenkt und daher in Verbindung mit dem Meere, vermuthlich, nach Massgabe der Geologie, durch das Congobecken mit dem Atlantic.

Für die Alpen glaubte ich aus der Verbreitung der Nacktschnecken u. a. den Schluss ziehen zu sollen, dass der südwestliche Flügel, das piemontesische Amphitheater, während der Glacialzeit zuletzt Aufstauchung und Hebung erfahren hat und daher am längsten unter einer Gletscherdecke lag, wie ich auf dem letzten internationalen Zoologencongress in Bern auseinandersetzte. Jetzt füge ich als Folgerung hinzu, dass die Nordostseite der Alpen von Dalmatien über den Karst der ältere Flügel ist, der weit länger ungestört blieb. Die Gastropoden geben zahlreiche Belege.

Für Amerika scheinen einige Beziehungen bemerkenswerth. Während früher Tertiärzeit, als wir weit südlicher lagen, kam Florida weiter in die Tropen hinein und wurde korallenreicher. Dann während unserer Eiszeit lag Mexiko weiter nach dem Aequator zu auf der pacifischen Seite, so dass etwa Californien noch in die Tropen hineinrückte. Dadurch kam es mehr unter Wasser; es ist die Zeit der Ueberfluthung, als der Missi-

*) Bei der Bestimmung der Perioden ist stets zu bedenken, dass sie nicht nach üblicher Annahme gleichzeitig auf den ihnen jetzt von der Geologie zugeschriebenen Areale herrschten, sondern nach Art einer Welle darüber hinzogen, daher ich bei der Eiszeit angebe, ob die atlantische oder pacifische Hälfte gemeint ist.

Digitized by Google

sippi seine Wasser in den Pacific entsandte, die Zeit der Trennung von Nord- und Südamerika, die von der Geologie und Biogeographie allgemein angenommen, aber meist in das Tertiär, ja bis in das Miocän zurückverlegt wird. Die Construction ergiebt ausserdem, dass damals die Antillen mit Ausnahme des westlichen Cuba, das unter dem Culminationskreis liegt, nördlicher lagen und etwas mehr aus dem Wasser heraus kamen, so dass sich in ihrem Bereich allerlei Landbrücken bilden mochten, gleichgültig zunächst, ob jemals eine ununterbrochene Landmasse daraus entstand.

Während unserer Glacialzeit rückte die Mündungsstelle des Amazonas nach Norden und erhob sich damit über das Meer. Dafür rückte von Süden her das Küstengebirge Ostbrasiliens unter den Aequator: das ist jedoch zu hoch, um bis zum Meeresspiegel untergetaucht zu werden. Es verlegte mithin dem Unterlauf des Stromes die jetzige Mündung. Ebenso rückte aber der Oberlauf des Paraguay unter den Aequator und kam damit in ein noch niedrigeres Niveau als er jetzt bereits hat. Damals musste mithin der Amazonas durch den Paraguay nach Süden abfliessen.

Für die Südspitze Amerikas ergeben sich ähnliche Folgerungen. Während der Tertiärzeit, als wir südlicher lagen, schwankte das Cap Horn weiter nach Westen, die Westküste von Südamerika schaute in etwa Südsüdwest-Richtung in den Pacific hinein. Damals musste wohl die kalte Strömung, die vom Südpol kommt, an der Ostküste heraufziehen und diese abkühlen. In späterer Tertiärzeit rückte die Spitze in ihre jetzige Lage und schwankte während der Eiszeit nach Südsüdost in den Atlantic herüber. Von da an datirt der kalte Strom an der Westküste, an der vorher das Tropenklima viel weiter nach Süden reichte. Während wir von der Tertiärzeit an nach Norden rückten und dann wieder nach Süden, machte also die Südspitze Amerikas eine Pendelbewegung durch von Südsüdwest durch die jetzige Lage nach Südsüdost (in unserer Eiszeit) und wieder zurück in die jetzige Lage. Dabei tauchte die Spitze immer weiter unter das Meer. Gleichzeitig aber wurde das flache Vorland vor den Cordilleren wesentlich verändert. Während der Südsüdost-Lage in der Glacialzeit waren die östlichen Ebenen zum guten Theil untergetaucht, daher die Transgression mariner Schichten. Wahrscheinlich hatten damals aber die Cordilleren ein westliches Vorland, so dass Juan Fernadez vielleicht landfest verbunden wurde. Bei den Herabpendeln der Cordilleren in die jetzige Lage musste dieses Vorland wieder unter dem Meeresspiegel verschwinden.

Wie der Amazonenstrom während der Eiszeit einen anderen Abfluss hatte, so vermuthlich auch der Baikalsee; die enge Spalte des heutigen Angra-Abflusses datirt erst aus späterer Zeit. Während unserer Eiszeit lag die Beringsee weiter südlich, Nordostsibirien war also weiter untergetaucht, daher der Baikalsee seine Wasser nach Osten entleerte, vielleicht durch den Amur.

Digitized by Google

Bei allen den verschiedenen Stellungen der Erde zur Sonne ist zu bedenken, dass die Steppen- und Wüstengürtel, die lediglich von diesem kosmischen Verhältniss abhängen, ihre unveränderte Lage zum Aequator beibehalten; das Land glitt gewissermassen unter dem Schwingungskreis unter ihnen hinweg. Damit wäre vielen Schnecken in ihrer Ausbreitung ein unübersteigliches Hinderniss in den Weg gelegt, wenn sie sich nicht auf feuchteren Gebirgshöhen darüber hinweggeholfen hätten. So konnte ich kürzlich zeigen, dass die Limaciden, besonders *Agriolimax*-Arten mit Uebergangsformen zu *Limax*, die in der Sahara und im Nilthale fehlen, auf dem abessinischen Hochlande sich reich entwickelt haben; es hat sie seit der Eiszeit durch die Wüste hindurchgetragen. Die gleichen Beziehungen herrschen bei Urocycliden, da die abessinischen mit denen aus Deutsch-Ostafrika zusammengehören, keineswegs aber mit denen der gleichen Breitengrade. So müssen sich die Thiere weiter südlich allezeit an der Ostküste bis Südafrika vorgeschoben haben, während an der Westküste da, wo heute Deutsch-Südwestafrika liegt, allezeit Steppe und Wüste herrschte.

Ein paar Termini technici möchte ich, in Uebereinstimmung mit P. Reibisch, noch einführen; einige habe ich schon angewendet.

Identische Punkte wurden bereits erwähnt, d. h. Punkte, die zum Ost- und Westpol gleiche Lage haben, nach Westen, Norden oder dergleichen.

Dem Schwingungskreis, der durch die Beringstrasse geht und bei uns etwa mit dem 10. Grad östlicher Länge von Greenwich zusammenfällt, stellen wir den Culminationskreis gegenüber durch West-, Nord-, Ost- und Südpol, also rechtwinklig zum Schwingungskreis. Ein Punkt unter dem Culminationskreis kann auf der nördlichen Erdhälfte nie nördlicher, auf der südlichen nie südlicher gelegen haben als heutzutage. Die Punkte des Culminationskreises unterliegen bei der Pendulation den geringsten Schwankungen, die Punkte des Schwingungskreises den stärksten.

Symmetrische Punkte sind solche, die unter annähernd gleicher Breite gleiche Lage zum Schwingungskreis haben. Sie kommen häufig bei der Erklärung discontinuirlichen Areals in Frage. Ein solches entsteht dadurch, wenn ein Thier unter dem Schwingungskreis unter ein ihm unerträgliches Klima gerieth und verschwand. Symmetrische Punkte sind, z. B. Frankreich und Ungarn, in maximaler Steigerung schliesslich die Schwingpole selbst.

Antithetische Punkte möchte ich schliesslich noch aufstellen. Man kann die Erde durch den Aequator und den Culminationskreis in vier Quadranten theilen, einen nordatlantisch-indischen und einen südatlantisch-indischen, einen nordpacifischen und einen südpacifischen. Sie müssen sich kreuzweise in der gleichen Phase befinden; z. B. kommen wir jetzt im nordatlantischen aus der Eiszeit zurück, wie der südpacifische in äquatorialer Schwankung, während die beiden anderen Quadranten in

Digitized by Google

polarer Pendulation einer Eiszeit entgegengehen. Punkte, die in solchen zugeordneten Quadranten gleiche Lage zu einem Schwingungspole haben, sollen antithetische heissen, z. B. Neuseeland und Südosteuropa.

Einige Unterschiede und Beziehungen zwischen Ost- und Westpol.

Abgesehen davon, dass der Ostpol immer zwischen weit grösseren Landmassen gelegen zu haben scheint, als der Westpol, weicht er wesentlich von ihm dadurch ab, dass das Land um ihn durch Meeresarme zerrissen und in Inseln getheilt ist. Dadurch wird der Ostpol, der zudem weniger hoch aus der See aufragt, weit feuchter als der Westpol, und das macht sich in der Gastropodenschöpfung stark bemerkbar. Am Ostpol sind weit mehr Nacktschnecken und Halbnacktschnecken zunächst unter den Pulmonaten entstanden, als am Westpol. Als eine der ältesten Formen betrachte ich die Clausilien, und unter diesen ist die Gattung *Apostrophia* Ehrmann um beide Pole vertheilt, denn die spärlichen Südamerikaner gehören dazu, ebenso vereinzelte Reste in den Pyrenäen und auf Madeira. Verwandte, langgestreckte Landschnecken, bez. Stylommatophoren, sind besonders reich um den trockenen Westpol gruppirt. Von den Nacktschnecken, bez. Halbnacktschnecken, ist vielleicht die kürzlich von mir beschriebene *Ostracolethe* vom Ostpol die ursprünglichste, die eine Menge Beziehungen zu Stylommatophoren und Gymnobranchien aufweist. Weiteres wird sich nachher ergeben.

Sehr bezeichnend für den Ostpol sind zahlreiche Formen, die das gewohnte Medium wechseln, eine *Acanthopleura* ausserhalb des Meeres, *Oncis* auf den Bergen, Neritinen auf Bäumen, Hedyliden (Gymnobranchien) im Süsswasser.

Als alterthümliche Formen aus dem Ostpolgebiet, bez. von der pacifischen Erdhälfte, mögen etwa gelten im Meere *Nautilus* vom alten Küstenrande des südöstlichen Continents, soweit er tropisch ist (Karte III) und die Trigonien, vom Lande aus den Pulmonaten die Atopiden s. Rathouisiiden und die Janelliden, beide durch den Aequator getrennt, die ersteren von Sumatra nach Osten und Nordosten, die letzteren nach Osten und Südosten.

Als Beispiele für Verbreitung an identischen Punkten seien nur genannt die Arioniden und die Philomyciden. Die Arioniden gehen in Nordamerika parallel der Westküste und den Rocky Mountains hinauf nach Norden, in der alten Welt den entsprechenden Weg Himalaya, Südeuropa, von da nach Westen und bis Norwegen hinauf, die Philomyciden ziehen in Amerika in einem Bogen die Oststaaten hinauf, in Asien vom Schwingungspol nach Nordosten bis Japan, Korea und zum Amur.

Wenn der Westpol gleichfalls alterthümliche Formen um sich schart, so sind es stets solche, die auch am Ostpol nicht fehlen, wovon wenigstens einige Thiere ausser den Mollusken genannt sein mögen: Marsupialien.

Digitized by Google

Tapire, *Peripatus*, *Lingula*, *Phrynus*, *Limulus* (an identischen Punkten); entsprechend die Pflanzenwelt.

Einige Worte über das System.

Um die nothwendige Erweiterung der Perspective für das Verständniss der Verbreitung zu gewinnen, scheinen wenigstens einige Worte über das System unerlässlich.

Es geht nach meiner Ueberzeugung nicht länger an, die Athmungsorgane als Eintheilungsgrund zu nehmen. Wenn die Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, oder das Wasser mit Luft, kann eine Lunge oder Kieme im Wasser und Luft gleich gut athmen, da der osmotische Gasdruck derselbe ist, und es fehlt nicht an Beispielen von Kiemenschnecken, die in der Luft leben, oder von Lungenschnecken, die ihre Lunge voll Wasser nehmen, wie die Limnäen in der Tiefe des Genfer Sees. Eine gleichmässige Sättigung der Luft mit Wasser kann aber bloss in den Tropen statt haben, oder sonst in unmittelbarer Wassernähe; bei schwankender Temperatur werden sofort geringere Sättigungsgrade entstehen müssen, und dadurch werden Kiemenschnecken in das Wasser gedrängt, sei es ausserhalb der Tropen, sei es auf tropischen Gebirgen.

Das ursprüngliche Athemwerkzeug ist die Lunge, zu der nachträglich anfangs randständige Kiemen hinzutreten, wie bei *Pleurotomaria* und *Valvata*.

Das erste Operculum ist auf dem Lande erworben, es ist das Clausilium der Clausilien. Nachher erst verbindet es sich mit der Rückenfläche des Fusses. Deckel mit Griffelfortsatz, wie bei *Neritina*, *Rissoellina* oder der neuerdings von Hedley beschriebene *Stiva*, schliessen sich unmittelbar an das Clausilium an.

Das ursprüngliche Gebiss der Stylommatophoren ist rhipidogloss, ja das gleichmässigste von allen, mit ca. 700 Zähnen in einer Querreihe, hat *Ostracolethe*, selbst mit den Längsfurchen und -wülsten der Radula, wie sie die Pleurotomarien kennzeichnen. Ausser dem Rhipidoglossengebiss geht sehr leicht, durch Verschmelzung der Lateral- und Marginalzähne, sowie der Uebergangsformen zwischen beiden zu je einer Platte, das Tänioglossengebiss hervor, wobei die feine Denticulation des freien Randes den Ursprung noch andeutet, wie bei den Hydrobien und verwandten.

Das Rhipidoglossengebiss geht wohl noch leichter durch Vereinfachung der einzelnen Zähne in das Raubthiergebiss der sogenannten Testacelliden über, daher ich leicht zeigen konnte, dass es sich hier um eine grosse durch Convergenz entstandene Gruppe handelt, zu der alle Familien der Stylommatophoren Vertreter gestellt zu haben scheinen; jetzt kommen zu dieser Gruppe noch die sogenannten Ptenoglossen unter den Prosobranchen hinzu, in erster Linie Janthinen und Scalariiden.

Digitized by Google

Ursprüngliche Nervensysteme mit Marksträngen an Stelle geschlossener Pedalganglien finden sich unter den Prosobranchen ebenso gut im Meere, wie im Süsswasser, wie auf dem Lande, daher eine Entscheidung über den Ort des ersten Auftretens danach nicht zu treffen ist.

Die Augen scheinen ursprünglich die Lage gehabt zu haben wie bei den Stylommatophoren, also auf der Fühlerspitze, daher die gleiche Lage bei marinen Formen, Neritiden und anderen Rhipidoglossen, Assimineen, Terebriden, auf nahe Beziehungen zum Lande hinweist wie bei *Cyclostoma*. Bei dem diffusen Licht im Wasser tritt das ohnehin mässig entwickelte Gesichtsorgan immer mehr in den Hintergrund. (Die Annahme, dass der offene Augenbecher den Ausgangspunkt bildete, wird davon nicht berührt.)

Diese Bemerkungen mögen vor der Hand genügen.

Verbreitung der Prosobranchen.

Es ist wohl schliesslich noch meine Aufgabe, in grossen Zügen wenigstens zu zeigen, dass und wie sich die oben angeführten Angaben aus der Pendulationstheorie erklären lassen.

Zunächst fällt es auf, dass das Schneckenleben überall in den Tropen am reichsten ist, verstärkt auf amerikanischer Seite, maximal am Ostpol und in seiner Umgebung. Dieses ausserordentliche Ueberwiegen des letzteren zeigt sich in gleicher Weise auf dem Lande, im Süsswasser und im Meere. Es geht also ein gleichmässiger Zug durch diese ganze Schneckenschöpfung, daher es unthunlich erscheint, für die eine oder andere Kategorie besondere Gesetze aufzustellen. Auszunehmen ist, wie es scheint, auch unter diesem Gesichtspunkte die Tiefsee, man müsste denn das ausserordentliche Ueberwiegen abyssischer Pleurotomiden im Indic im gleichen Sinne deuten wollen.

Am klarsten drückt sich die Gesetzmässigkeit da aus, wo wir am besten unterrichtet sind: auf dem Lande, nächstdem im Süsswasser, am wenigsten im Meere.

Es liegt, soviel ich sehen kann, kein Grund vor, für die Verschiedenheit der Erkenntniss einen anderen Factor verantwortlich zu machen, als eben die Unzulänglichkeit der bisherigen Untersuchungen. Und da tritt wiederum deutlich hervor, dass diese in den verschiedenen Medien nicht gleichen Schritt halten. Von wenigen Landformen kennen wir mehr als Schale und Deckel, von denen des Süsswassers ist die Morphologie der grossen leidlich bekannt, die kleineren verschwinden unter dem scheinbaren Gleichmass des Habitus; das Meer hat die meisten stattlichen Formen geliefert, an denen die Morphologie aufgeklärt ist, aber da die Gastropoden seinen ungeheuren Raum zum grössten Theile durchsetzen, ist ihre Verbreitung noch vielfach dunkel.

Digitized by Google

Ich beginne die Untersuchung der Gesetzmässigkeit mit den Landformen.

Die Verbreitungsgesetze der Landprosobranchen.

In erster Linie fällt die Abhängigkeit von der Wärme auf. Sämmtliche Pneumonopomen sind stenotherm, wie die 5 Karten VI—X ohne weiteres zeigen, ein Hinweis auf die ursprüngliche Entstehung in den Tropen, sei es in den heutigen, sei es in grösserer Breite in früherer Zeit.

Bei weitem die Mehrzahl sitzt um den Ost- und Westpol. Das wird noch viel klarer über die Angabe der Karten hinaus, wenn man bedenkt, dass die Gattungen um den Schwingungskreis (Europa, Afrika) weit artenärmer sind, als die von Amerika und dem indisch-malaiischen Gebiet. Um dieser Thatsache graphischen Ausdruck zu geben, hätten die Striche in den Schwingpolgebieten etwa dreimal so stark gezogen werden müssen, als die am Schwingungskreis.

Amerika ist trotz seiner reichen Fauna doch in weit geringerem Umfange besiedelt, als der Ostpol, wohl Beweis genug, dass die Schöpfung in letzterem weit reger und vielleicht auch älter war, der grösseren Landmasse entsprechend. Selbstverständlich lässt sich über die genauere Herkunft der einzelnen Formen nichts Bestimmtes sagen. Sie können ebensogut unter dem Schwingungskreis entstanden sein, sind aber bei dessen Pendulationen, sobald sie aus den Tropen herauskamen, nach Ost und West abgeschoben, immer am reichsten auf der Seite der grösseren Landmasse.

In meridionaler Richtung sind die Formen am beschränktesten unter dem Culminationskreis; hier erreichen sie in Florida und etwa im südlichen Yünnan gerade den nördlichen Wendekreis, entsprechend in Südamerika den südlichen. Der Mangel der Formen in Westaustralien scheint anzudeuten, dass dieser Theil des australischen Continents erst jüngeren Datums ist, entsprechend der angegebenen Correctur, welche diesen anfangs weiter nach Osten gelegenen Erdtheil nach Westen zu verschieben sucht, in Symmetriestellung zu Südamerika, wobei dann Westaustralien als jüngstes Glied des Continents erscheint.

Ganz anders unter dem Schwingungskreis. Hier sehen wir die Formen weit auseinandergezogen von Norddeutschland bis Südafrika, dabei in viel ärmerem Bestande. Ganz ähnlich finden wir vom Ostpol aus die Verbreitung auf der pacifischen Seite. Die Formen überschreiten hier nach dem Schwingungskreis zu die Wendekreise beträchtlich, nach Norden bis Japan und Wladiwostok, nach Süden bis Neuseeland und Tasmanien, in gesetzmässiger Abnahme der Artenzahl.

Auf der europäisch-afrikanischen Seite fällt es ohne weiteres in die Augen, dass da, wo der Schwingungskreis die Nordgrenze auf dem Lande schneidet, diese Nordgrenze eben auf das peinlichste mit dem

Digitized by Google

Schwingungskreis zusammenfällt, für *Cyclostoma* s. *Ericia*, *Acme* und *Pomatias*. Ja *Pomatias* wird dadurch besonders interessant, dass die Verbreitung hier, nordwärts von den Alpen, discontinuirlich wird. Auf der Ost- und Westseite, an symmetrischen Punkten, dringt die Gattung bis zu gleicher Breite vor, auf dem Verbindungsbogen ist sie ausgelöscht, wenn nicht etwa die isolirte Fundstätte bei Kehlheim in Bayern noch einen letzten Rest von dieser Linie vorstellt (s. o.). Wesentlich scheint es, dass hier gar keine Ausnahmen existieren; die feuchten Schluchten des Kaukasus bieten wohl manchen Formen noch bequeme Unterkunft (wobei man die Exposition im Einzelnen kennen müsste), gleichwohl erreicht keine einzige der Formen, die bis zum Schwingungskreis vordringen, im Kaukasus ihren nördlichsten Punkt.

Diesen allgemeinen Gesetzen fügen sich andere in aller Schärfe an.

Wenn die Rhipidoglossen als die ältesten Formen zu gelten haben, d. h. zugleich als die wärmebedürftigsten, so fällt es auf, dass schlechterdings alle unter dem Schwingungskreis ausgelöscht sind, man müsste denn die unsicheren Hydrocaenen ausnehmen. Immerhin gilt auch für sie, wenn man die spärlichen Daten gelten lässt (s. o.), die Gesetzmässigkeit insofern ganz scharf, als der kleine Vertreter von Dalmatien, d. h. aus dem am wenigsten gestörten Winkel des Alpengebiets, auf das Niveau der Meeresküste herabgedrückt ist, während der ostindische, vom Ostpolgebiet, hoch im Gebirge haust. Die Proserpiniden, ohne Operculum, sind jetzt auf den Westpol beschränkt; die Heliciniden, noch mit Deckel, also wohl noch älter, gehören beiden Schwingpolgebieten in weiter Verbreitung an, ja ein *Stoastoma* soll bipolar sein (s. o.). Es versteht sich von selbst, dass die Formen einst ein continuirliches Tropengebiet bewohnten, also auch unter dem Schwingungskreis. — Die Neritiden haben im Ostpolgebiet noch terrestrische Vertreter, die vielleicht erst in jüngster Zeit, bei der polaren Schwankung, die dort herrscht, aus dem Wasser herausgehoben sind.

Von den anderen sind die Cycloten besonders belangreich (Karte VII). Die altweltlichen gehen vorschriftsmässig vom Ostpol nach Nordwesten und Nordosten auseinander. Die vorgeschobene westliche Insel, wiederum im Kaukasusgebiet, beweist, dass die westliche Ausdehnung einst, wohl in der Tertiärzeit, als wir südlicher lagen, weiter ging, sicherlich über den Schwingungskreis und die miocäne Landbrücke hinweg bis Centralamerika, wo sich dann, nach der Trennung, die Neocyclotiden daraus entwickelt haben.

Vielleicht verdient *Bourcieria*, die gerade am Westpol lebt, besondere Beachtung wegen ihrer unsicheren Stellung. Man hat sie verschieden untergebracht; mir scheint, dass ihre Radula am meisten an die der Clausilien erinnert. Ebenso möchte ich nicht anstehen, die Mündungsfalten der Proserpiniden auf die der Clausilien zu beziehen.

Gegenüber den alten Rhipidoglossen mit ihrer Bipolarität sind die Gattungen unter dem Schwingungskreis sämmtlich jüngeren Datums,

Digitized by Google

zum mindesten sämmtlich täniogloss. Wenn wir mit Kobelt und Möllendorff die Familie der Craspedopomatiden auf die Genera *Craspedopoma* und *Cyclosurus* beschränken, so fällt sofort ihre symmetrische Lagerung in die Augen, trotzdem *Cyclosurus* südlich vom Aequator, *Craspedopoma* aber nördlich ausserhalb der Tropen vorkommt. Ihre Gebiete stehen etwa 30—40° nach West und Ost vom Schwingungskreis ab, und ich habe sie auf Karte VIII 9α—9β entsprechend verbunden. Die Aciculiden sind auf die nördliche Hälfte beschränkt, die Cyclostomatiden (Karte X) gehen am weitesten durch, von Deutschland bis Südafrika; ihre Wurzeln leiten sie deutlich von Osten her ab, wenn sie auch nicht am Pol selbst, sondern erst weiter westlich sich losgelöst und differenzirt haben.

Wie die Hydrocäniden verhalten sich die Geomelanien und Truncatelliden, nur mit dem Unterschiede, dass sie sich vom Westpol ableiten. Nur im Westpolgebiet hausen die Geomelanien auf den Bergen, die Truncatellen sind an den Strand verwiesen, wo sie, wie es scheint, in Europa in Schwingungskreisnähe am weitesten nordwärts gehen. Es ist zu bedenken, dass beide Familien von anderer Seite, z. B. von Fischer, in eine zusammengezogen werden.

Die übrigen Familien sind entweder, wie die Cistuliden und Liciniden, auf das Westpolgebiet eingeengt oder, wie das Gros, auf das Ostpolgebiet mit breiteren Vorstössen. Ihre Systematik liegt noch zu sehr im Argen, um die Verwandtschaft der Gruppen auf geographischer Grundlage klarzulegen. Doch lässt sich, wie mir scheint, noch ein Punkt mit ziemlicher Deutlichkeit erkennen. Eine Reihe von Formen folgt dem alten Rand von Australien über Neuguinea, die Neuen Hebriden, Neucaledonien, Neuseeland. Eine andere, wenn auch schwächere, folgt dagegen einem äusseren Bogen über die pacifische Inselwelt, wie man es etwa an Karte IX und X sieht. Man wird vermuthlich daraus den Schluss zu ziehen haben, dass nicht nur der erste Bogen die Grenze des alten australischen Festlandes darstellt, sondern dass diese in noch früherer Zeit noch weiter nach Osten, bez. Nordosten, hinausgerückt war (s. o.).

Die Verbreitungsgesetze der Süsswasserformen.

Wenn die Verbreitung der Landformen streng nach der Wärme geregelt ist, dann erscheint die Auffassung, wonach die Süsswasserschnecken von terrestrischen abstammen, die sich bei stärkerer Abkühlung in höherer Gebirgs- oder Breitenlage in das gleichmässigere Wasser geflüchtet haben, ebenfalls in voller Harmonie mit deren Verbreitung. Die Gesetze sind dieselben, nur werden die Grenzen beträchtlich erweitert, und zwar vorzugsweise unter Hinzunahme der gemässigten Zonen; das eigentliche arctische und antarctische Gebiet wenigstens bleiben noch frei.

Die grössten Thiere, die Ampullarien, sind streng tropisch geblieben. Immerhin haben sie ihre stärkste Umwandlung, mit planorbis-

Digitized by Google

artiger Abflachung in Afrika, d. h. unter dem Schwingungskreis, erfahren. Dass in Südamerika die Formen des Paraguay mit denen des Amazonenstroms übereinstimmen (s. o.), entspricht dem aus der Pendulation gefolgerten Abfluss dieses Stromes durch den Paraguay während unserer Eiszeit.

Den nächstgrossen Paludinen weist eine vorliegende Mittheilung von Miss Digby, wonach *Cataulus* ihnen verwandt sein soll*), terrestrischen Ursprung zu. Sie treten in die gemässigte Zone über, bleiben aber dem Polarkreis noch fern. Ihre Umwandlung haben sie unter dem Schwingungskreis auf unserer Erdhälfte erfahren. Hier haben wir die tertiären gekielten Formen, die während der Glacialzeit, also bei polarer Pendulation, nach Ost und West ausgewichen sind und jetzt noch in Nordamerika und China in identischer Lage sich erhalten haben als *Tulotoma* und *Margarya* (s. o. S. 800). Noch aber lebt in Schwingungskreisnähe das abweichende *Neothauma* im Tanganyika.

Die Valvatiden, an Grösse den zahlreichen kleinen terrestrischen Formen gleich, durch die Randständigkeit der Kieme die ursprüngliche Lungenathmung bekundend, sind unter dem Schwingungskreis am weitesten nach Norden emporgehoben, wo sie dann nach West und Ost auf gleicher Breite sich ausgedehnt haben.

Die Melaniiden, noch jetzt auf die wärmeren Länder beschränkt, gehen in ihren alten Formen in beide Schwingpolgebiete (s. o.). Ihre Nordgrenze erreichen die verschiedenen Sectionen unter dem Schwingungskreis in dem ungestörten östlichen Alpenwinkel und vielleicht in Symmetrielage dazu in dem kümmerlichsten Reste in Frankreich (s. o.). Die stärkste Entwickelung fällt unter den Schwingungskreis, was nicht nur durch die Formen des Tanganyika bezeugt wird, sondern noch mehr durch die grossen Gestalten des europäischen Tertiärs, die sich nachher, bei polarer Schwankung, nach Südostasien zurückgezogen haben. Aus einer westlichen Gruppe, die möglicherweise auf der europäisch-amerikanischen Landbrücke ihre Entstehung nahm, sind vermuthlich bei polarer Pendulation die nordamerikanischen Pleuroceriden entstanden, die ihre relative Jugend noch durch die starke Variabilität zwischen glatten und bedornten Schalen bekunden. Die Melanopsiden mit ihrem discontinuirlichen Areal in antithetischer Stellung — Südosteuropa und Neucaledonien-Neuseeland — finden wahrscheinlich ihre Erklärung so, dass sie, wie die Pleuroceriden im Westen, so um den Ostpol sich abzweigten, aber anfangs als Landformen, die dann bei polarer Schwankung auf beiden Flügeln ihres Gebietes sich in das Süsswasser flüchteten. Die terrestrischen Vorfahren wären vorläufig als erloschen zu betrachten, wenn sie sich nicht noch im Ostpolgebiet finden.

*) Miss L. Digby, Preliminary note on the anatomy of the genus *Cataulus*. Proc. malacol. Soc. 5. 1903. S. 261.

Digitized by Google

Jener östliche ungestörte Alpenwinkel hat noch die verschiedenen kleinen Formen, die Brusina entdeckte, aus früherer Zeit erhalten, wozu wahrscheinlich in symmetrischer Lage die vielen Reste kleiner Formen von Südfrankreich zu rechnen sind.

Die kleine Pyrgula hat in Oberitalien unter dem Schwingungskreis eine ähnliche Nordgrenze.

Die kleinen Vitrellen in den Höhlen des Kalkgebietes verhalten sich wie die eben genannten Alpenformen. Ihre Einwanderung in die Höhlen bedeutet weiter nichts als das Bedürfniss, gleichmässiger Wärme nachzugehen und bestimmte Temperaturen festzuhalten bei polarer Schwankung. Die Kalkgebirge sind als Korallenriffe in den Tropen und Subtropen entstanden. Bei polarer Pendulation kamen sie in Bogenlinie in unsere Breiten. Auch der nördlichste Theil des Bogens, unter dem Schwingungskreis, hat seine Höhlen, im fränkischen Jura u. a., aber hier fehlen die Schnecken, die sich bloss, in symmetrischer Lage, im Südwesten und Südosten von Deutschland finden.

Lithoglyphus von Central- und Südosteuropa und von Südamerika ist wahrscheinlich von Formen aus den Tropen zwischen Amerika und Europa abzuleiten.

Baikalia vom Baikalsee und die dazu gehörige *Tryonia* aus Californien sind wahrscheinlich aus identischer Lage zu erklären, d. h. unter dem Schwingungskreis entstanden und bei polarer Pendulation nach beiden Seiten ausgewichen.

Die Littoriniden, nur entfernt zum Süsswasser gehörig, typische Formen der Meeresküste, wo sie oft genug untergetaucht zu werden scheinen, verhalten sich wie die Hydrocäniden (s. o.), insofern als *Cremnoconchus* amphibiotisch im Ostpolgebiet auf Bergen haust; ganz ähnlich *Acmella* unter den Assimineiden, beide Formen aus Ostindien.

Bythinia, in Sonderformen auch in Australien, erreicht ihre weitgrösste meridionale Ausbreitung wieder unter dem Schwingungskreis.

Als älteste Süsswasserformen haben die rhipidoglossen Neritiden zu gelten. Sie durchlaufen alle Localitäten von der Meeresküste bis zum Land, d. h. Süss- und Brackwasser. Die grossen marinen Formen sind tropisch im Ost- und Westpolgebiet. *Neritina* hat ihre Sectionen dagegen überall. Als Süsswasserform geht sie unter dem Schwingungskreis am weitesten nach Norden. Der Bogen hat seine höchste Ausladung in Norwegen und fällt nach England und Russland beiderseits ab. Vermuthlich deutet ihr Uebergang in das Brackische gerade an dieser Grenze in der Ostsee den Weg an, wie die marinen Neritiden zuerst entstanden. Die marine Section *Smaragdia* ist tropisch, doch so, dass sie unter dem Schwingungskreis im Mittelmeer nördlich darüber hinausgeht. Dem entspricht die stärkste Reduction ihrer Angenstiele, zwar eine Kleinigkeit, doch vorläufig das einzige morphologische Merkmal, das der Beurtheilung zugänglich ist. Das Centrum der Familie liegt um den Ostpol, wie bei

Digitized by Google

den meisten, hier haben wir die terrestrische *Neritodryas*, hier die abweichenden Septarien. Das Vorkommen potamophiler Formen auf den Südseeinseln ist vermuthlich, gerade bei dem Alter der Gruppe, wieder auf jene Zeit zurückzuführen, wo diese Inseln die äusserste, erste Küstenlinie Australiens bildeten.

Wenn man mir in diesen Auseinandersetzungen folgt, dann wird man schliesslich auch kein Bedenken tragen (— wiewohl mir es selbst lange schwer fiel —), selbst die Rhachiglossen, die noch am Ostpolgebiet, tropisch und subtropisch, vorkommen, auf terrestrische Vorfahren zurückzuführen, so dass selbst diese höchste Gruppe sich zweifellos viel leichter vom Lande als vom Meere ableitet.

Die Verbreitungsgesetze der Meeresprosobranchen.

Bei der Grösse und ungenauen Bekanntschaft des Gebietes lässt sich nur eine unterbrochene Reihe von Gesetzmässigkeiten herausfinden. Immerhin dürften sie genügen, um auch die marine Fauna an die des Landes zu binden, regulirt durch die Pendulation.

Den Uebergang zum Süsswasser bildet die Brackwasserfauna. Da ist es wiederum charakteristisch, dass von den reichen *Potamides*-Formen *Cerithidea* gerade am Ostpol in das Süsswasser eindringt, nach gewöhnlicher Auffassung. Ich würde umgekehrt vermuthen, dass die Gruppe am Ostpol vom Land und Süsswasser in das Brackische ausgewandert ist. Aehnliches gilt von den Rissoelliden *Fairbankia* und *Iravadia* aus Ostpolnähe. Bemerkt kann werden, dass *Potamides* auch im Pariser Becken lebte, als dieses noch südlicher lag. — Ein genaueres Urtheil über die thalassoide Fauna des Tanganyika muss wohl bis zu besserer morphologischer Durcharbeitung verspart werden. Immerhin liegt die Bemerkung nahe, dass eine derartige Fauna nicht zur Incazeit aus dem Indic, sondern während unserer Eiszeit aus dem Atlantic geschöpft wurde, als der Congolauf eine Meeresbucht bildete.

Für die Beziehungen der Littoriniden ist es wohl bezeichnend, dass die Nordform des Atlantic, *Lacuna*, als echte Meeresschnecke in den Epipodialresten am Operculum noch das Zeichen besonderer Alterthümlichkeit trägt. Die Einwanderung in das Meer ist bei polarer Pendulation unter dem Schwingungskreis entstanden, ähnlich wie die von Valvata in das Süsswasser.

Die zahlreichen kleinen Formen aber der Littoriniden und Hydrobiiden, dazu *Skenea*, *Rissoa* und *Rissoina* u. a, haben wohl viel Anspruch auf Berücksichtigung bei der Erörterung der phylogenetischen Beziehungen. Nassiden und Bucciniden knüpfen an die entsprechenden Süsswasserformen vom Ostpol an (s. o.). Ob man Formen mit Spindelfalten, in erster Linie die Voluten mit ihren grossen Eiern, auf Landformen, speciell Clausiliiden, beziehen darf, steht zunächst noch dahin. Wohl aber ist es unwahrscheinlich, dass die Strombiden ihre eigenartige Bewegung selbst-

Digitized by Google

ständig im Meere erworben haben, da wir die entsprechende Locomotion vielmehr bei kleinen Landformen vorgebildet finden (s. u. Biologie) Damit aber erhalten wir auch einen Fingerzeig für die Entstehung der Heteropoden.

Für die Voluten möchte man wohl, so kühn die Auffassung zunächst erscheinen mag, einen alten terrestrischen Ursprung annehmen. Die Gattung *Voluta* selbst hat ihr Centrum jetzt noch am Ostpol, wie Fischer sich ausdrückt, in einem Dreieck zwischen Ceylon, Japan und Neuseeland. Der Weg scheint, ausser der tropischen Verbreitung, zunächst nach Süden zur Antarctis gegangen zu sein. Von da an dürfte bei äquatorialer Schwankung eine Linie in die Tiefsee geführt haben, woraus vielleicht das mannigfache zerstreute Vorkommen der so charakteristischen und grossen Formen sich erklärt.

Für fast alle diese Formen gilt aber das Gesetz, dass sich ihre Verbreitung streng denen des Landes angliedert. Alle die überreichen Tropenformen des Littorales wiegen am stärksten vor am Ostpol; hier haben wir eine weit üppigere Entwickelung als auf der amerikanischen Seite.

Manche Gattungen zeigen ausgesprochene Bipolarität, in erster Linie die oben (S. 709) aufgezählte *Triton*-Arten. Hier ist wohl der Ort, ein Wort über die Entstehung der eupelagischen Larven zu sagen. von Jhering hat es mit Recht für bedenklich erklärt, die Verbreitung aus den Larvenwanderungen erklären zu wollen, da vielmehr die frühere Configuration der Continente massgebend sein müsse. Doch löst sich der Widerspruch einfach. Der Umstand, dass die Larven bei den verschiedenen Arten einer und derselben Gattung sich bisweilen ganz verschieden verhalten, deutet wohl darauf hin, dass die pelagische Lebensweise eine secundäre Erwerbung ist, auch abgesehen von ihrer Beschränkung auf die Tropen*). Im Grossen und Ganzen sehen wir die Thiere am conservativsten bei dem Geschäfte der Fortpflanzung, wie etwa jene Tritonen zur Eiablage aus tieferem Wasser, in das sie hinabgedrückt wurden, wieder an den Strand, ihre alte Heimath, heraufwandern. So scheinen sich die Jungen ebenfalls äusserst conservativ zu verhalten; wenn die Küste sich allmählich verschiebt, so halten sie die alte Linie ein und werden pelagisch. Ihre Wanderstrassen deuten also vermuthlich die alte Küstenlinie an. So wenigstens würde es sich am besten erklären, dass die Larven vom Ost- und Westpol um so weiter nach Süden ausbiegen, je näher sie dem Schwingungskreis kommen, d. h. der Süd-

*) In dieser Hinsicht stehe ich also auf anderem Standpunkte als A. W. Graban, der die Embryonalschale als ältesten Theil betrachtet und ihr für descendenztheoretische Abtheilungen den Hauptwerth zuschreibt (on the phylogeny of the Fusidae, Ann. of the New York Acad. of sc. XV, 1903, S. 86—87. Phylogeny of Fusus and ets allies, Smithsonian miscellaneons collectivus XLIV, 1904, 157 S, 18 T.). O. Böttger vertritt meine Anschauung (Ueber Heterostylie bei Schneckenschalen und ihre Erklärung, Nhrchtsbl. d. d. mal. Ges. 1905, S. 26—35).

Digitized by Google

spitze von Afrika, die während der Glacialzeit weit nördlicher lag. Zu näherer Rechnung fehlen die Unterlagen. Nur für die Lamellariiden lässt sich zeigen, dass ihre ursprünglichste *Echinospira*-Larve, die *Calcarella*, am Ostpol lebt, ebenso, dass die Heteropoden, im Hinblick auf *Pterosoma*, sich dort am reichsten entfalten. Eine bestimmte Bedeutung darf man wohl den Larven noch in einer Hinsicht zusprechen. Sollten sie jetzt auch nicht mehr um die Südspitze von Afrika herumkommen, so wäre ihnen das vermuthlich noch vor kurzer Zeit, in der Glacialperiode, möglich gewesen, als Afrika nördlicher lag und seine Spitze zudem noch mehr untergetaucht war. Nur durch solchen Austausch vom Ost- zum Westpol liesse sich wohl die Uebereinstimmung der Arten, namentlich von den grossen Tritonen, erklären, denn es handelt sich nicht um uralte und conservative Formen, sondern um relativ junge und im Aufblühen und in Variabilität begriffene.

Für eine derartige Auffassung scheinen auch die Inseln der Südsee zu sprechen. Wenn auch ihre Fauna mit der des Indic im Allgemeinen übereinstimmt, also vom Ostpol in gleicher Weise nach Osten und Westen sich ausbreitet, so erreicht sie doch an Grösse und Reichthum der Formen bei weitem nicht die Fülle des engeren Ostpolgebiets. Das würde sich kaum erklären lassen, wenn wirklich die Verbreitung durch die schwimmenden Larven das massgebende Moment wäre. Die Lösung ergiebt sich dagegen wieder von selbst, wenn man den äusseren Kranz der Südseeinseln als den ältesten Küstensaum Australiens betrachtet, der am frühesten weggebrochen wurde, während umgekehrt der längere Bestand des Landzusammenhangs nach dem Ostpol zu eine immer reichere Entfaltung der Fauna bedingte. Der Faunenreichthum geht also wieder parallel mit der Configuration des Landes: die marine Fauna ist ein secundäres Product der Landfauna.

Ueber die Herkunft der circumäquatorialen Janthiniden lässt sich zunächst nichts sagen, wenn sie nicht die Schalenähnlichkeit vielleicht auf *Neothauma* aus dem Tanganyika, d. h. auf den Schwingungskreis, verweist. Wohl aber wird es für die verwandte *Recluzia* mit ihrer noch graubraunen Schale ohne weiteres klar, dass auch sie zum Ostpolgebiet gehört.

Dass die der amerikanischen Ost- und afrikanischen Westküste gemeinsamen Formen, *Purpura carinata* u. a., zuerst nicht durch ihre Larven hinübergewandert sind, sondern entlang der alten tropischen oder nördlich subtropischen, vermuthlich miocänen Landbrücke, bedarf kaum der Erwähnung, zumal auch Formen ohne Schwimmlarven, wie die Voluten, herübergreifen.

Schärfere Beweise für die Pendulation.

Ortmann's Annahme, die Wanderung der Schnecken sei entlang der amerikanischen und der europäisch-afrikanischen Westküste erfolgt.

Digitized by Google

würde, von der activen Wanderung abgesehen, mit der Pendulationstheorie schwer vereinbar sein, da der Westpol keine nennenswerthe Verschiebung durchgemacht haben kann. Da kommt aber v. Jhering's Einwurf gerade recht, wenn er für die amerikanische Seite diese Ausbreitung auf Grund der Paläontologie zurückweist, da sich dort in den Tropen und Subtropen viel zu constante Verhältnisse zeigen (s. o.).

Umgekehrt auf der afrikanisch-europäischen Seite, d. h. der dem Schwingungskreis nächst liegenden und parallelen Meeresküste! Hier häufen sich die Thatsachen nach allen Seiten. Ueberall überschieben sich die Faunen.

Das Mittelmeer beherbergt im Allgemeinen Schnecken, die weiter nach Süden gehören; die Reihe derer, die hier ihre Nordgrenze erreichen, ist weit grösser als auf dem Lande; aber das Princip ist das gleiche. Noch viel bedeutender aber ist die Zahl der Tropenformen, die früher bei südlicherer Lage darin vorkamen, unter den lebenden etwa *Strombus bubonius*, *Halia priamus*, dazu die Menge derer, die jetzt an anderer Stelle, dem Ostpol näher, unter den Tropen hausen, im Rothen Meer und im Indic (s. o.). Sie beweisen, dass die Verschiebungen unter dem Schwingungskreis eine reiche Artbildung zur Folge hatten, so dass wir eben hier so viele Formen zuerst auftreten sehen. — Diesen Südformen stehen aber im Mediterrangebiet ebensoviele Nordformen gegenüber, manche recent, noch mehr wieder aus jüngerer Vergangenheit, wie *Buccinum groenlandicum* u. s. w.

Erst neuerdings wieder betont Stefano*), dass sich im süditalienischen Postpliocän littorales, pelagisches und abyssales Plankton zusammenfindet mit Arten, die den kalten, warmen und gemässigten Meeren angehören, wie er schon früher behauptete (Paleogeografia postpliocenica di Reggio-Calabria. Atti soc. ital. d. sc. nat. XXXVIII. Milano 1899). Er hilft sich mit der Annahme complicirter Strömungen in der Strasse von Messina, die weder ausreichend noch begründet erscheinen. Das Zusammenleben der Arten erklärt sich aus der Schwierigkeit, den Pendulationen auszuweichen bei der breiten Ausdehnung des Meeres, daher sich alle Arten erhalten, die irgendwie sich mit dem veränderten Klima abfinden können. Es ist sicher kein Zufall, dass die stärkste Mischung gerade unter dem Schwingungskreis beobachtet wurde, wenn auch zur Erklärung der Möglichkeit, wie die bei nördlicherer Lage petrificirten Formen jetzt ausserhalb des Wassers gefunden werden können, Niveauschwankungen angenommen werden müssen; sie machen insofern wenigstens geringe Schwierigkeiten, als ja Aufstauchungen des Landes unter dem Schwingungskreis am meisten eintreten mussten. Immerhin erwähne ich den noch unberechenbaren Factor.

---

*) G. de Stefano, La fauna malacologia del Pliocene superiore del Belgio e quella postpliocenica dell'Italia meridionale. Bollet. soc. zool. italiana. XII. 1903. S. 39—52.

Digitized by Google

Was vom Mittelmeer gilt, hat genau so gut Geltung für andere Stationen. Oben sind Beispiele angeführt. Die Fauna aus einigen hundert Meter Tiefe vom Aegäischen Meer gleicht der englischen Uferfauna. Die Schnecken, die in Südskandinavien bei 140—150 m Tiefe leben, hausen in Finmarken zwischen 0 und 36 m. An der Küste der Neuenglandstaaten, die bei ihrer nördlichen Lage dem Schwingungskreis schon näher rücken, ist die Uferfauna stark von der darunter lebenden verschieden; noch stärker an der afrikanischem Westküste. Die Tiefenformen des Rothen Meeres erinnern an Tertiärfossilien des Wiener Beckens, die des Indic an die der subapenninischen Formation. Das Pleistocän von Uddevalla enthält ausser den jetzt daselbst lebenden arctische Formen, ähnlich ist es bei Christiania, in Nordrussland, Schottland und Nordamerika. Das Pliocän von England und Belgien umfasst Formen der arctischen, gemässigten und warmen Meere. Die norwegische Küste führt im Norden reichlich arctische und, nach Süden zunehmend, mediterrane Formen. Im Crag (Pliocän) von England treffen arctische Gastropoden mit senegambischen zusammen. Die Insitanische Fauna ist eine reine Mischfauna. Südafrika hat noch eine Reihe europäischer Elemente.

Nur die Fälle scheinen etwas seltener zu werden, dass Südformen stark nach Norden hinaufgehoben wurden. Die Kälte setzte ihnen wohl bald eine Grenze, oder sie wandelten sich eben um zu neuen und jungen Nordformen. Würde man die fossilen Funde genauer verbinden können, so würde sich vermuthlich überall eine Transgression der Faunen herausstellen. Eine solche tritt nun ebensogut nach der Tiefe zu deutlich hervor. Die Continentalfauna weicht an der afrikanischen Küste stärker von der littoralen ab, als etwa auf der amerikanischen Seite.

Wenn bei den Verschiebungen in dieser Weise Faunen im Atlantic durch- und übereinander geworfen wurden, so ergiebt sich daraus, dass die Meere, deren Ausdehnung dem Breitengrade folgt, jedesmal von Westen, vom Atlantic aus die neuen Eindringlinge empfingen. So erklärt es sich, dass im Aermelcanal die Fauna nach der Nordsee zu ärmer wird, und wenn die Verarmung der Ostsee nach Osten zu durch den abnehmenden Salzgehalt gedeutet werden kann, so tritt doch die gleiche Erscheinung im Mittelmeer ein, ohne solche Differenz. Manche Arten, wie *Purpura lapillus* und *Helcion pellucidum*, gehen an der atlantischen Küste von Nordeuropa bis Marokko, ohne überhaupt in das Mittelmeer einzutreten. Dasselbe Gesetz hat aber schon für den hohen Norden, bez. das Weisse Meer, Geltung (s. o.).

Die Verschiebung greift aber bis tief in die abyssische Fauna hinunter. Hat sich da ergeben, dass an vielen Stellen littorale Schnecken bis weit in die Continentalstufe hinunter reichen, so reichen sie doch nicht bis in die abyssische, soweit es sich um die Tropen handelt. Nur extratropische und namentlich arctische machen den Bestand aus. Hier

Digitized by Google

aber sprechen zwei Erfahrungen eine beredte Sprache, einmal das Gesetz, das Locard für die Nordhälfte des Atlantic fand, wonach die Nordformen in regelrechter Folge von Norden nach Süden in die Tiefe hinabsteigen, aber auf der afrikanischen Seite weit tiefer, als auf der brasilianischen (s. o. S. 777), und sodann Pelseneer's Resultat, dass, ebenfalls auf der atlantisch-indischen Seite, in der Antarctis die Schnecken aus der Tiefe an die Oberfläche heraufsteigen (s. o. S. 765). Diese beiden Thatsachen kommen wie auf Bestellung, um zu beweisen, dass diese Erdhälfte jetzt nach Süden pendelt.

Besondere Betonung verdient aber aus dieser Region die Thatsache, dass nach übereinstimmendem Urtheile der verschiedenen Untersucher Variabilität und Artbildung, verbunden mit Grössenzunahme, kaum irgendwo stärker auftreten, als an Spitzbergen, d. h. gerade unter dem Schwingungskreis. Vielleicht bietet die Agulhasbank an der Südspitze von Afrika eine Parallele, doch ohne dass jetzt schon ein schärferes Urtheil hier möglich wäre.

Amerika.

Wie mir scheint, lassen sich die Besonderheiten, die den Untersuchern der amerikanischen Fauna auffielen, aus der Pendulationstheorie ziemlich ohne Rest ableiten. Die Trennung von Nord- und Südamerika erst während der Eiszeit ermöglichte das Herüberwandern einzelner Westformen auf die Ostseite, wofür oben Belege gegeben wurden. In der That scheint die Ausbreitung in dieser Richtung erfolgt zu sein, wie denn das Untertauchen in derselben Richtung sich vollzog.

Dass die Antillenfauna bis nach Südbrasilien reicht, ohne dass die grossen Mengen von Süsswasser, die der Amazonas bringt, eine Unterbrechung bedingen, stimmt zu der Folgerung, welche den Amazonenstrom während der Glacialzeit durch den Paraguay abfliessen liess. Während derselben Zeit erfolgte die Verschiebung der Fauna nach Süden, da ja die Südspitze Amerikas in äquatorialer Schwankung nach Südosten lag. Seit sie wieder nach Süden zurückwanderte, hat sich die antarctische Fauna an der patagonisch-argentinischen Küste heraufgeschoben. Umgekehrt auf der Westseite Südamerikas. Hier erfolgte die Verschiebung der Tropenfauna nach Süden während der Tertiärzeit, als die Südspitze nach Südwesten schaute; als sie wieder zurückpendelte, trat die kalte, antarctische Strömung auf diese Seite über, etwa mit Beginn unserer Eiszeit. Diese Strömung traf jetzt zahlreiche tropische Gattungen an, die sie entweder vernichtete oder aber in ihrem Colorit beeinflusste, daher wir hier die tropischen Formen *Turbo*, *Trochus*, *Mitra*, *Pleurotoma* nicht in den ihnen zukommenden bunten Farben, sondern in dem dunkel düsteren Kleid erblicken, das den Beobachtern auffiel (s. o.). Mir scheint, dass diese merkwürdige Abweichung gerade so ihre einfache Erklärung findet, durch einen ziemlich jähen Wechsel, nicht durch allmähliche Anpassung an polares Klima, welche jede Farbe bleichen lässt.

Digitized by Google

Wenn aber die kalte Strömung in der Tertiärzeit an der Ostseite herauflief, so erklärt sie das fossile Auftreten einiger antarctischer Genera in Argentinien, das von Jhering feststellte.

Dass Juan Fernandez, nach einfacher Massgabe der Rechnung, etwa während unserer Eiszeit mit dem Festlande verbunden gewesen sein dürfte, wurde oben gesagt.

Mit dieser ganzen Rechnung scheint auch die Thatsache am besten in Einklang, dass verschiedene Arten an der Südspitze Amerikas auf beiden Seiten heraufgehen, während zwischen der peruanischen und brasilianischen Küste diese Uebereinstimmung fehlt. Der Weg ging um die Südspitze.

Man kann hier auch als Parallele zum Atlantic Dall's Nachweis anführen, dass einige Flachwasserschnecken von den Pribilofinseln im tiefen Wasser bis zu den Galapagos reichen, wenn auch hier eine genauere Rechnung noch nicht möglich ist.

Australien.

Auf die früheren Nordostgrenzen des Continents, die älteste Linie durch die oceanischen Inseln, die jüngere von Neuguinea bis Neuseeland, brauche ich nicht weiter einzugehen. Im Südosten zeigt sich dasselbe Bild, die antarctischen Beziehungen Neuseelands sind geringer als die tasmanischen, weil eben der Südostrand früher einbrach. Die Epoche, in der Tasmanien mit Australien landfest verbunden war, ist die Eiszeit, bei polarer Schwankung; sie entspricht unserer Eiszeit.

Besonders bezeichnend sind Hedley's neueste Funde an der Ostküste (s. o., S. 754). Das Eocän von Victoria entspricht der Fauna, die jetzt in 200 m Tiefe lebt, die unveränderten Strandformen aber finden sich jetzt etwa 7° weiter nördlich. Wir haben also entsprechende Tauch- und Transgressionsbewegungen, und zwar so, dass das australische Tertiär bei äquatorialer Schwankung, gerade wie wir, eine höhere Wärme hatte, eben weil es dem Aequator näher lag. Ob die Rechnung betreffs des Eocäns sich correct aufrecht erhalten lässt, ist dabei gleichgültig.

Einige weitere Schlüsse.

Die uralten Pleurotomarien haben im Laufe der Zeit identische Stellung eingenommen, jezesmal nordöstlich von den Schwingpolen, d. h. an der amerikanischen und asiatischen Ostküste; im Uebrigen sind sie ausgelöscht. Bei der Verschiebung aber sind sie nicht Land- oder Littoralformen geblieben, sondern, rein mechanisch, in die Continentalstufe hinabgedrückt worden.

Als ähnlich primitiv wie die Pleurotomarien sind die Acmäen aufzufassen. Wenn sie auch fossil nicht weit rückwärts nachgewiesen sind, so erzeugt doch der Mangel der Randkiemen eine noch höhere Ursprünglich-

Digitized by Google

keit als die der Patellen, welche sehr früh auftreten. Hier kann wohl der morphologische Beweis mit Bestimmtheit zur Erweiterung des paläontologischen gewonnen werden. Nun tritt bei ihnen mehrfach geographisches und biologisches Alter dazu. Das Subgenus *Scutellina* bewohnt nach Fischer identische Punkte, die Antillen und Philippinen; ja dieselbe Art *Acmaea striata* haust nach v. Martens' gewissenhaftem Urtheile am West- und Ostpol, auf der amerikanischen (nicht asiatischen) Cocosinsel, sowie auf Flores und den Molukken. Der Ostpol hat das biologische Uebergewicht, denn von Hinterindien wird *Acmaea fluviatilis* gemeldet, aus oberster Gezeitenzone und mindestens Brackwasser, also mit Hinneigung zu Land und Süsswasser.

Es lassen sich noch manche tropischen Gattungen ausfindig machen, die in der Gegenwart auf den West- und Ostpol beschränkt, in Europa aber ausgelöscht sind, *Pirula* z. B. und die Hipponychide *Mitrularia*.

Das Ueberwiegen des Wassers auf der südlichen Erdhälfte liess die Ausfurchung der beiden grossen Oceane, des Atlantic und des Pacific, von Süden nach Norden vorschreiten. Es wurden also die Landbrücken in dieser Richtung nacheinander abgebrochen. Dem entsprechen aber die Beziehungen zwischen den West- und Ostküsten der Oceane auf das beste. Die gemeinsamen Formen der gegenüberliegenden Küsten des Atlantic nehmen nach Norden immer mehr zu, ebenso beim Pacific, bis schliesslich die borealen Bezirke schlechtweg herübergreifen und die arctische Fauna rings um den Pol eine nahezu einheitliche wird. Man kann manche Beispiele namhaft machen, die Uebereinstimmung zwischen *Bullia* vom Cap mit der von der Laplatamündung, 3 Arten gemeinsam zwischen Südwestafrika und Brasilien, zwölf aber zwischen dem gleichen afrikanischen Littoral und Westindien, dann Arten gemeinsam an Westindien und im Mittelmeer, im nördlichen Atlantic dann immer grössere Uebereinstimmung zwischen Amerika und Europa. Die gemeinsamen Züge zwischen Neuseeland und Cap Horn im Südpacific gehen über die Antarctis, die zwischen Japan dagegen und Oregon bis Panama dürften auf eine nördliche Landbrücke zu deuten sein.

Bemerkenswerth sind manche Beziehungen jetzt isolirter und weit entfernter Vorkommnisse mit den Fossilien des Pariser Beckens. So lebt jetzt *Melongena*, das Subgenus von *Pirula*, auf beiden Seiten des tropischen Amerikas, taucht aber fossil in Europa unter dem Schwingungskreis auf; selbst die Südspitze Amerikas hat noch solche Anklänge. Das Valvatiden-Genus oder -Subgenus *Lyogyrus*, das im Pariser Becken vorkommt, ist jetzt an so weite Punkte wie die Vereinigten Staaten und Neucaledonien verschlagen, ähnlich ist *Potamopyrgus* Cuba und Neuseeland gemein.

Das Rothe Meer erheischt einige Bemerkungen. Das Mittelmeer hat den grössten Theil seiner Gastropoden vom Indic erhalten. Die Verbindung musste offen stehen bei südlicherer Lage, d. h. in der Tertiärzeit, wo der Isthmus von Suez unter Wasser gerieth. Dem entspricht der südliche Charakter der Fauna. Bei polarer Schwankung, also in Eis-

Digitized by Google

zeitnähe oder während dieser Epoche, tauchte sowohl diese Landenge, als die Brücke am Südende bei Aden aus dem Meere auf. Umgekehrt wurde diese letztere wieder untergetaucht nach der Eiszeit, sodass eine Neueinwanderung aus dem Indic eintrat. Vermuthlich wird später auch die Landenge von Suez wieder unter Wasser kommen.

Der Persische Golf erscheint als ein junger Einbruch nach der Glacialepoche, zum mindesten muss er, falls er schon in der Tertiärzeit bestand, aber in der Glacialzeit durch Auftauchen verkleinert wurde, seither vergrössert worden sein. Dadurch scheint er Anlass zu einer Neuschöpfung gegeben zu haben, wofür die zahlreichen kleinen Scalarien und Columbellen sprechen (s. o.).

Mancherlei Schwierigkeiten lassen sich selbstverständlich nicht verhehlen, so das Auftreten von *Phasianotrochus* an Japan einerseits und an Australien und Tasmanien andererseits, oder das Auftreten einer und derselben Chitonidenspecies bei Neuseeland und Vancouver. Wenn man auch in beiden Fällen kaum zweifeln wird, dass die Verbindungslinie über das Ostpolgebiet, bez. von hier über eine nordpacifische Landbrücke ging, so sieht man doch vorläufig nicht ein, wie die Tropen überschritten wurden. Doch dürften solche vereinzelte Ausnahmen kaum als schwerwiegende Einwürfe gegen die Theorie verwendet werden, die durch ein Heer von Thatsachen gestützt erscheint.

Schlussbemerkungen.

Den vorstehenden Erörterungen gegenüber empfinde ich einerseits peinlich eine gewisse Unzulänglichkeit der Rechnung, da ich im Grunde genommen viel höhere Forderungen an eine exacte Darlegung nach Localitäten sowohl, als nach Tiefen stellen möchte; so müsste sich zum mindesten die Maximaltiefe, bis zu der die Gastropoden vordringen, mechanisch aus der Pendulation herleiten lassen. Doch ist die ganze Betrachtungsweise noch zu neu, als dass ein tieferes Durchdringen jetzt schon möglich wäre; ja es wird unerlässlich sein, künftige Untersuchungen geradezu nach dem neuen Gesichtspunkte einzurichten.

Andererseits glaube ich, dass sich jetzt bereits in voller Klarheit der einheitliche Zusammenhang der ganzen Prosobranchenschöpfung eben auf Grund der Pendulationstheorie ergiebt, die dadurch an Festigkeit nur gewinnen kann (ganz abgesehen davon, dass alle Thiergruppen, über die ich einigermassen Material sammeln konnte, zu dem gleichen Ergebniss führen). Eine einzige Annahme hat die grossen Grundzüge der Verbreitung bis in viele Einzelheiten hinein erklärt, ohne, wie mir scheint, auf irgendwelche erheblichen Schwierigkeiten zu stossen. An Stelle der massenhaften localen Factoren, mit denen man bisher rechnete, Landverbindungen, Hebungen und Senkungen, Einbrüche, Strömungen, ist ein einheitliches Princip getreten. Wie viel etwa von derartigen örtlichen

Digitized by Google

Katastrophen dabei noch mitgewirkt hat, mag ruhig künftiger Durcharbeitung zu secundärer Feststellung überlassen bleiben.

Die Verbreitung allein ist jetzt ein so wichtiges Hilfsmittel für die morphologisch-phylogenetische Speculation geworden, dass die tropisch-terrestrische Entstehung der Gastropoden kaum noch einem Zweifel unterliegt. Die ganze übrige, so überaus reiche Entwickelung leitet sich davon her, immer in schärfster Anlehnung an die Configuration des Landes. Wo die erste Schöpfung statthatte, ob unter dem Schwingungskreis oder in dem Schwingpolgebiet, lässt sich kaum mehr ausmachen. Wohl aber musste sich diese alterthümliche Schöpfung unter entsprechender Umgestaltung und Weiterbildung in den Schwingpolgebieten erhalten, soweit sie tropisch waren, und dort finden wir sie.

Je weiter von diesen Gebieten entfernt, um so stärker wurde die Umwandlung, und um so mehr erfolgte die Flucht in das Wasser.

Eine gewisse Schwierigkeit entsteht bloss noch bei dem umgekehrten Hergang, d. h. bei der Frage, inwieweit die Rückwanderung aus dem Wasser auf das Land möglich ist, wie sie doch bei jeder polaren Pendulation im ganzen Littorale sich mechanisch vollziehen muss. In vollem Umfange kann sie zweifellos nur in feuchtgesättigter Tropenluft stattfinden, an jeder anderen Stelle würden die heftigen Differenzen des neuen Mediums sogleich ein kaum übersteigbares Hinderniss bilden. Sie bleiben daher zumeist nur in unmittelbarster Nähe der Strandlinie. Unter diesen Gesichtspunkt gehören vielleicht die Littorinen und ihre biologischen Genossen (s. o.). Aber das Urtheil wird immer schwieriger, je mehr wir uns den Schwingpolgebieten nähern. Und wenn wir hier, namentlich am Ostpol, die verschiedensten Gruppen, von den Rhipidoglossen bis zu den Rhachiglossen, unter den Binnenschnecken finden, dann lässt es sich kaum unterscheiden, wie viele davon ursprüngliche Landthiere, wie viele Rückwanderer aus dem Meere sind. Der Eindruck ist jedenfalls der, dass es sich in der Hauptsache um die älteste Landschöpfung handelt. Er stützt sich im Wesentlichen auf zwei Momente, auf die hohe Eigenart dieser Fauna, von der die meisten, schon ihrer complicirten Opercula wegen, kaum Beziehungen zu marinen Formen zeigen, sodann aber auf die scharfe Anlehnung der gesammten Prosobranchenwelt an die Configuration des Landes. Die Durcharbeitung dieser Fauna wird zwar keineswegs alle Beziehungen aufdecken, — denn ungeänderte Verhältnisse haben auf unserer Erde sich nirgends erhalten können —, aber sie wird uns vermuthlich dem Verständniss der Gastropodenschöpfung wesentlich näher bringen.

Digitized by Google

2. Verbreitung in der Zeit.

Hierzu 1607—1670 (S. 119—121). 1760—1875 (s. den Schluss dieses Kapitels). LIV 8—LXII.

Durch die Entdeckung lebender Pleurotomarien an den Antillen und Ostasien ist für die Vorderkiemer der Zusammenhang zwischen der Gegenwart und den ältesten, versteinerungsführenden Schichten, d. h. Cambrium und Silur, hergestellt. Daraus könnte die Hoffnung erwachsen, es möchte sich ein continuirliches System aus dem gesammten fossilen und recenten Material aufbauen lassen. In der That lässt sich auch verfolgen, wie in alter Zeit, im Palaeozoicum bis etwa in die Mitte der mesozoischen Schichten, eine ziemlich reiche Menge alterthümlicher Formen vorhanden ist, von denen der grössere Theil ausstirbt, wie ein anderer Theil die Entwickelung weiter führt, und wie etwa die Hälfte des ganzen Stammes erst in den oberen Secundärschichten einsetzt, um von da an immer reicher aufzublühen bis auf die heutige Epoche. Andererseits scheint sich aber ebenso aus dem überaus hohen Alter recenter Formen bis in die ersten Ablagerungen, aus denen überhaupt bestimmte Zeugnisse des thierischen Lebens vorliegen, und aus der Differenzirung der Klasse eben von diesem frühesten Anfang an, die Unmöglichkeit zu ergeben, über die Wurzeln der Klasse und der Weichthiere aus der Paläontologie Klarheit zu erhalten, weshalb noch v. Jhering das gesammte paläozoische Material für phyletische Speculationen als werthlos bezeichnen konnte. Dazu kommt noch die Beschränkung fast aller dieser Speculationen auf die marinen Schnecken, unter spärlicher Berücksichtigung der potamophilen Formen und beinahe vollständiger Vernachlässigung der terrestrischen. Die Paläontologen erschweren, wie mir scheint, das Verständniss noch besonders durch die Annahme, man könnte sagen durch das Axiom, die verschiedenen Stämme des Thierreichs, ja das Leben schlechthin, verdanke dem Meere seinen Ursprung. So naheliegend dem Geologen eine derartige Anschauung auch sein muss, bei der geringen Aussicht der Landthiere auf Erhaltung im versteinerten Zustande und bei der überreichen Verwitterung und Abtragung der oberflächlichen Schichten, welche fast allein die Süsswasser- und Landfauna beherbergen, der Standpunkt, den ich vertrete und namentlich auch für die Herleitung der Gastropoden einnehmen zu sollen glaube, läuft auf das directe Gegentheil hinaus. Allerdings verschlägt das für jene erwähnte ältere Hälfte der Gastropodenschöpfung nicht allzuviel. Wenn z. B. Koken, der sich am meisten um das kritisch-phyletische Verständniss derselben bemüht hat, den Ausgangspunkt von pelagischen Formen nahm, so läuft das für die Praxis so ziemlich auf eine reine Doctorfrage hinaus, denn für den ersten positiven Beweis können eben nur speculative Argumente eintreten. Anders wird die Sache bei der erwähnten jüngeren Hälfte. Hier schiebt sich eine grosse Reihe von den älteren sehr abweichender Formen ziemlich plötzlich und unvermittelt ein, ohne dass es gelänge, die Brücke zu

Digitized by Google

jenen zu schlagen, wofür etwa die Cypräen als Beispiel dienen mögen. Für diese wird man der Zuhilfenahme von Zwischengliedern ausserhalb der See kaum entrathen können, wie denn eine bessere, vielleicht selbst vollständige Aufklärung erst von einer Zeit zu erhoffen ist, in der die heutigen Schranken zwischen den verschiedenen Ordnungen der Schnecken niedergerissen sind. Freilich wird die Beschränkung unserer Kenntnisse bei den fossilen Formen auf die Schale und dazu deren oft mangelhafter Erhaltungszustand immer hinderlich im Wege stehen. Wohl aber ist hier einleitend noch darauf hinzuweisen, dass man bisher bei der Aufstellung von Stammbäumen einen Factor zumeist allzusehr vernachlässigt hat, den geographischen nämlich. Für die Deutung des versprengten Vorkommens einzelner Formen in oft sehr weit entlegenen Meerestheilen unseres Erdballs mit G. Pfeffer die Annahme zu machen, alle Arten oder doch Gattungen seien ursprünglich Kosmopoliten gewesen, von denen sich bei der erst im Tertiär eingetretenen Zonenscheidung nur vereinzelte Reste erhalten hätten, ist zwar ein sehr bequemer Standpunkt, schliesst aber zugleich den Verzicht auf jedes tiefere Eindringen aus. Hier scheint wieder die Pendulationstheorie berufen, Wandel zu schaffen. Wie schon oben angedeutet, lassen sich jetzt bereits viele Vorkommnisse der Gegenwart aus der paläontologischen Vergangenheit mit ziemlich genauer Rechnung herleiten, und im Folgenden sollen noch mehr Beispiele gegeben werden, da sie sich aufdrängen. Freilich geht es über den Rahmen dieses Werkes und die Kräfte des Morphologen hinaus, diesen Gesichtspunkt für die Vergangenheit consequent durchzuführen. Er ist noch zu neu, als dass er von den Paläontologen genügend berücksichtigt wäre, weshalb wir in zusammenfassenden Werken zumeist das Erscheinen der verschiedenen Formen nur nach dem geologischen Alter, nicht aber nach dem Ort verzeichnet finden. Die gründliche Durcharbeitung jedoch aller stratigraphischen Arbeiten und Localfaunen wäre für diesen Theil der Malacologie unerlässlich. Ich habe mich in der Hauptsache auf die Angaben von Fischer, Koken, Zittel u. a. beschränkt und bin, wie es in der Natur der Sache liegt, über unseren Erdquadranten, besonders Europa, nur selten hinausgegangen. Hier ist am meisten gearbeitet worden, hier liegen andererseits, wie aus dem vorigen Capitel zu entnehmen war, die stärksten Anregungen für weitergehende Umbildung. Dass mir dabei die zeitlichen Beziehungen von Schichten fremder Erdtheile, wie sie die Geologie aufstellt, höchst zweifelhaft erscheinen, mag nur nebenher erwähnt sein. Wir bestimmen ihr Alter nach den Versteinerungen, die sie enthalten, und nennen z. B. Jura Schichten, welche eine ähnliche Thierwelt enthalten, wie unser europäischer Jura, ganz gleichgültig, ob sie zu derselben Zeit gelebt haben, oder ob es sich um eine allmählich in langen Zeiträumen verschobene Fauna handelt. So wenig die recente Thierwelt unserer Erde überall die gleiche oder auch nur eine analoge Zusammensetzung zeigt, so dass z. B. Australien noch in der Tertiär- oder Kreidezeit zu stecken

Digitized by Google

scheint, so wenig dürften wir ein Recht haben, für irgend eine vergangene Epoche eine homogene Fauna für die ganze Erde anzunehmen. Wie wir jetzt von den Tropen nach der Eiszeit der Polarregionen reisen können, so sind bereits für alte Formationen neben tropischen Schichten Glacialerscheinungen nachgewiesen, weshalb die Erde vielleicht schon solange sie bewohnt ist, in verschiedene Zonen gegliedert war und verschiedenartige Faunen beherbergte. Wenn die Geologie die gleichalterigen Schichten noch nach ihren gleichartigen organischen Einschlüssen festzulegen sucht, so dürfte es sich dabei vielmehr um successive Faunen- und Florenverschiebungen handeln. Doch ist auch in dieser Hinsicht die Auffassung noch zu neu, als dass im Einzelnen damit gerechnet werden dürfte, ein Grund mehr, mich vorwiegend auf unseren Erdquadranten als den, der auf der landreichen und daher schöpfungskräftigsten europäisch-afrikanischen Seite unter dem Schwingungskreis am besten durchgearbeitet ist, zu beschränken.

Historisches.

Da die Entdeckungsgeschichte der fossilen Mollusken mit der allgemeinen Paläontologie und diese mit der Stratigraphie und Geologie zusammenfällt, so ist es kaum möglich, sie im Einzelnen zu verfolgen. Im Grossen und Ganzen handelt es sich seit Keferstein's Bearbeitung mehr um feineren Ausbau, als um grundlegende Aenderungen. Dass inzwischen für das Diluvium die Drifttheorie fast allgemein durch die Annahme einer durchgreifenden Eisbedeckung ersetzt wurde — wohl eine der weittragendsten Aenderungen —, kommt für die Entwickelung des Gastropodenstammes kaum in Betracht. Weit wichtiger ist wohl die Aufdeckung des Rhät und die schärfere Durcharbeitung der alpinen Trias von seiten österreichischer und deutscher Geologen, Hörnes, Kittl, Koken, Böhm u. a. Die reichen mesozoischen und namentlich tertiären Gastropodenfaunen Frankreichs, seit einem Jahrhundert näher bekannt, erfahren fortgesetzt Erweiterung und Sichtung, am ausführlichsten wohl durch Cossmann. Die tertiären Ablagerungen der Südostalpen und der dalmatinischen Nachbarschaft haben namentlich Brusian Anlass zu ausführlichen Darstellungen gegeben. Oberitalien, Mittelitalien und Sizilien geben den Italienern fortgesetzt Anregung zu eingehenden Studien. In England sind B. B. Woodward, Kennard u. a. eifrig bestrebt, die Beziehungen der recenten Binnenfauna zur jüngsten fossilen aufzudecken; in Deutschland vereinigen sich diese Bestrebungen zumeist mit den Erläuterungen zu den Specialkarten der geologischen Landesaufnahme. Dergleichen Einzelheiten können im Nachstehenden nur gelegentlich berücksichtigt werden.

Von Wichtigkeit ist die Ausbreitung der geologischen Studien auf Länder ausserhalb Europas und Nordamerikas. Indien, Australien, Südafrika, Chile und die Laplata-Staaten dürften in erster Linie in Betracht kommen. Doch scheint sich da keine wesentliche Abweichung von Europa

Digitized by Google

zu ergeben, wenigstens was die einzelnen Typen, Familien und Gattungen betrifft. Die Altersbeziehungen aber der Schichten, in denen die Thiere gefunden werden, unterliegen zumeist wohl noch zu sehr der Discussion, um schon jetzt ein bestimmtes Bild der allmählichen Ausbreitung darauf zu gründen. Auch die Entdeckung einer südlichen Glacialzeit kommt für die Rechnung bisher, soviel ich übersehen kann, noch wenig zur Geltung. Wichtiger vielleicht ist die Bearbeitung junger arctischer Ablagerungen durch Knipowitsch u. a. Von wesentlichem Einflusse auf unsere Anschauungen erscheinen dagegen die kritischen Untersuchungen über die älteren Gastropodenfaunen, wie sie in erster Linie Koken vorgenommen hat, und die zusammenfassenden Darstellungen der Paläontologie, wobei Zittel's Werk im Vordergrunde steht. Mindestens ebensohoch aber ist F. Fischer's Arbeit anzuschlagen, wie sie in seinem „Manuel" niedergelegt ist, deshalb, weil wohl in keinem Buche wieder eine derartig gleichmässige Beherrschung und Durchdringung des recenten und des fossilen Materiales wieder erreicht worden ist. Die kritische Weiterführung hat diese Werke vor allen übrigen zu berücksichtigen.

Zur Pendulationstheorie.

An den terrestrischen Prosobranchien zeigte sich aufs schärfste, dass ihre Verbreitung sich ohne Rest aus der Pendulationstheorie erklärt, und zwar nicht bloss für die jüngeren Tänioglossen, sondern auch für die alten Rhipidoglossen. Letztere Thatsache weist allein schon, abgesehen von den für die übrige Lebewelt nachweisbaren Argumenten, die später an anderer Stelle erörtert werden sollen, darauf hin, dass die Pendulation continuirlich von alter geologischer Zeit her bestanden und gewirkt hat; und so werden wir ihr auch für das Verständniss der fossilen Formen nicht entrathen können, vielmehr von ihr die wichtigsten Aufschlüsse erhalten. Da bekommen wir aber, soweit die Rechnung sich an den versteinerungsführenden Schichten verfolgen lässt, genau so viele polare und äquatoriale Ausschläge, als grosse Perioden. Sie lassen sich selbstverständlich am besten in Europa, bezw. an dem europäischen Erdquadranten verfolgen. Europa befand sich demnach

während der Primärzeit in polarer Schwingungsphase,
„ „ Secundärzeit „ äquatorialer „
„ „ Tertiärzeit „ polarer „

In recenter Epoche bewegt es sich wieder dem Aequator zu.

Die Grenzen zwischen der Primär- und Secundärzeit, sowie zwischen dem Tertiär und der Gegenwart bilden dabei die Eiszeiten, die alte permische und das Diluvium. Auf der Grenze zwischen Secundärzeit und Tertiär war dagegen Europa in äquatorialer Lage am stärksten untergetaucht, was mit den Kreideablagerungen als Tiefseebildungen völlig harmonirt. Damit stimmt das Cambrium überein. Auch was von diesem erhalten ist, soll zumeist auf dem Boden der Tiefsee abgelagert worden sein.

Digitized by Google

Auf ein paar weitere Punkte mag wenigstens zur allgemeinen Orientirung hingewiesen werden. Die Dolomiten der Südalpen und die mitteleuropäischen Juraketten gelten als Korallenriffe. Beide bilden Bogen, deren Mitte unter dem Schwingungskreis convex nach Norden gerichtet ist. Die Dolomiten gehören zur Trias, sind also älter. Das heisst aber nichts Anderes, als dass bei der äquatorialen Schwankung die Dolomiten früher in eine das Wachsthum der Riffkorallen ermöglichende Lage gelangten, als der Jura.

Wenigstens auf ein paar allgemeine Züge mag dabei zur Unterstützung der Auffassung noch hingewiesen werden.

Während der Secundärzeit tauchen bei uns in äquatorialer Schwankung Belemniten und echte Ammoniten auf, als Littoralformen. Sie nehmen zu, je weiter wir nach den Tropen vorrücken, sie nehmen ab, wenn wir nach Norden rücken, im Tertiär.

Ganz genau so verhalten sich die Reptilien, von denen niemand bezweifelt, dass Riesenformen nur in den Tropen gedeihen können. Entsprechend blühen sie in wunderbarer Weise auf, während wir nach Süden rücken, im Mesozoicum; sie nehmen wieder ab bei entgegengesetzter Phase, im Tertiär.

Umgekehrt verhalten sich die Säuger, deren Homöothermie nichts Anderes darstellt, als die Anpassung an abnehmende Wärme. Sie entfalten sich bei polarer Schwankung im Tertiär.

Immer fällt dabei die Hauptentwickelung in unseren landreichsten Quadranten.

Systematisches.

Selbstverständlich kann die Classification, die sich auf die Radula gründet, für die fossilen Formen nur da Anwendung finden, wo eine bestimmte Schalenform mit besonderer Zungenbewaffnung Hand in Hand geht, d. h. bei den Docoglossen. Alle übrigen können nur nach der Schale bestimmt werden. Da kommen in der Hauptsache zwei Momente in Betracht: für die ältere Hälfte der Gastropoden der mediane Schalenschlitz, für die jüngere der Siphoausschnitt. Die ältere beginnt im Cambrium, die jüngere in der Mitte der Secundärzeit. Alle Gehäuse vor dieser Epoche sind also holostom oder mit Schlitz versehen, sinuat; beide Formen setzen sich, unter Abnahme der Sinuaten, in die zweite Hälfte fort, in welcher die Siphonostomen zuerst auftreten und immer stärker aufblühen. Ueber die Bedeutung alter Sinuaten als Prorhipidoglossen siehe unten. Unklarheiten in der Systematik entstehen naturgemäss bei den Holostomen, da es oft schwer bleibt, die höheren Rhipidoglossen ohne Schlitz von älteren holostomen Schalen zu trennen. Betreffs der Radula mag darauf hingewiesen werden, dass zwar das rhipidoglosse, bezw. hystrichoglosse Gebiss im Allgemeinen als das ursprünglichste genommen wird, dass man aber zweifeln darf, ob es nicht bereits die Weiterbildung einer zwar aus ebenso zahlreichen, aber gleichmässigen Zähnen

Digitized by Google

bestehenden Raspel darstellt. Unter diesem Gesichtspunkte erscheinen die Ptenoglossen, gerade wie die Testacelliden auf dem Lande, als alte Formen, und das bestätigt sich in den geologischen Beziehungen der Solariiden (s. u.).

Die meisten modernen Paläontologen schliessen sich wohl in der Eintheilung der fossilen Formen den Zoologen einfach an. Fischer ordnet das Paläontologische dem Recenten ein. Zittel sucht die Kiemen in den Vordergrund zu schieben, macht also drei Unterordnungen: *Cyclobranchia*, *Aspidobranchia*, mit den Sectionen der *Zeugo-* und *Scutibranchia*, und *Ctenobranchia*, wobei dann freilich gerade über die Kiemen das wenigste auszumachen ist, da wohl nirgends irgend welche Spuren, die sie hinterlassen hätten, bekannt geworden sind. Strenger nach der Schale richtet sich Koken, wobei er zu einer Eintheilung kommt, die mit der zoologischen wenigstens in Bezug auf den Umfang der Gruppen nicht ganz sich deckt. Danach zerfallen die Prosobranchien in

Unterordnung: *Docoglossa.*
„ *Sinuata.*
„ *Trochomorphi* (besser *Trochomorpha*).
„ *Neritaemorphi* (besser *Neritomorpha*).
„ *Ctenobranchia.*

Soweit als möglich, folge ich der modernen Systematik der Malacologen, nicht der Paläontologen, sofern nicht die Paläontologie neue Gesichtspunkte für die Eintheilung liefert.

I. Docoglossa (LIV 8, 9).

Die Schalen der Patellen werden ausser den Oberflächenmerkmalen am sichersten an den stärker gesonderten, hufeisenförmig angeordneten Muskeleindrücken erkannt. Trotzdem schon aus dem Silur Formen vorliegen, hat doch die Hauptentwickelung erst in später Zeit stattgefunden und in der Gegenwart ihren Höhepunkt erreicht.

Zu den Acmäiden wird fraglich eine *Scurria* aus dem Gross-Oolith von Frankreich gestellt, *Acmaea* entwickelt sich im Tertiär; eine Art aus der nordamerikanischen Kreide hält Fischer für zweifelhaft. Ebenso betrachtet Zittel die jurassische *Scurriopsis* Gemellaro als unsicher.

Von den Lepetiden führt Zittel die recente *Lepeta* bis auf das Pliocän zurück.

Die Patellen sind aus dem Crag, Pliocän und Miocän bekannt. Typische Vertreter scheinen zuerst in der mittleren Kreide vorzukommen. Stoliczka's *Helcion*-Arten aus Jura und Kreide erklärt Zittel für völlig indiscutabel. Koken's Angabe „vom Silur bis jetzt" wird von ihm selbst als unsicher genug empfunden. Weiter zurück liegt *Metoptoma* Phil., mit zahlreichen Arten im Silur, Devon und Kohlenkalk von Nordamerika und Europa. Ihre Schale war oval, stumpf kegelförmig, mit subcentralem Wirbel und abgestutzter, breit ausgeschnittener Hinterseite.

Digitized by Google

Fischer stellt die Gattung schlechtweg zu den Capuliden; sie mag hier besser ausgeschaltet werden.

Als älteste Form, aus dem Silur von Canada und Schweden, gilt das *Tryblidium* Lindström, mit niedriger, ovaler, feinporöser Schale, die sich aus feinfaserigen Schichten aufbaut (Textfig. 167 *a*). Wirbel am

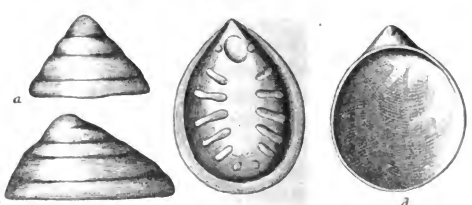
Fig. 167.

a Längsschnitt durch die Schale von *Tryblidium*. Nach Koken.
b Schalenrand von *Ptychopeltis incola*. Nach Perner.

Vorderrand. Die getrennten Muskeleindrücke in sechs Paaren geordnet. Die Abbildung, die ich Perner entlehne (Textfig. 168 *c*), zeigt ausser diesen sechs Paaren noch vorn unter dem Wirbel je eine kleine Insertionsstelle und dazwischen einen runden Eindruck, den man vielleicht als das Areal der Athem-, bezw. Lungenhöhle zu deuten hat.

Der Längsschnitt von *Tryblidium* scheint auf eine zwar kaum aufgewundene, aber vollkommen exogastrische, symmetrische Urform mit fast kegelförmiger Schale hinzuweisen. Die Sessilität in der Brandung brachte die Abflachung unter fortwährendem Schalenwachsthum an der hinteren Peripherie. Dabei wurde zunächst, indem sich das Thier immer mehr abflachte, der Intestinalsack aus der Schale, bezw. dem Apex herausgezogen und dieser mit Schichten von Hypostracum, die hier am dicksten sind, ausgefüllt.

Fig. 168.



a, b Palaeacmaea armoricana Barrois. Nach Koken. *c Tryblidium Glaseri, d Archinacella ovata* Barrois. Nach Perner.

Als Untergattung davon betrachtet Fischer *Palaeacmaea* Hall aus baltischem Silur. Muskeleindrücke in neun Paaren. Wenn dazu *Patella antiquissima* (*Patellites antiquissimus* Marcklin) gerechnet werden soll, für die Koken einen neuen Genusnamen für nöthig hält, so wäre da-

Digitized by Google

zu zu bemerken einmal, dass statt der im Text angegebenen 9 Paar Muskeleindrücke in der Figur nur 17 zu zählen sind, sodann aber, dass diese Eindrücke in einem vollkommenen Kreis stehen, also vorn keine Lücke lassen für die Athemhöhle. Wiewohl dieser *Patellites* und die *Palaeacmaea* den Apex subcentral haben, wie die recenten Patellen, so erlaubt doch diese Anordnung der Musculatur kaum, die Formen ohne weiteres unter die Dogoclossen zu ziehen.

Etwas anders stellt sich die Sache vielleicht, wenn wir das Material des böhmischen Silur nach Perner genauer betrachten.

Palaeacmaea Hall und Whitefield (Textfig. 168 *a*, *b*) zeigt einen centralen Wirbel mit concentrischen Anwachsstreifen der Schale. Die Haftmusculatur scheint unbekannt.

Archinacella Ullrich und Scofield (Textfig. 168 *d*) hat den Wirbel über den Vorderrand verschoben. Der Schalenmuskel bildet ein weites Hufeisen, dessen zackige Ränder am hinteren Umfange wohl noch die Verschmelzung aus gesonderten Muskelbündeln andeuten.

Helcionopsis Ullrich und Scofield steht in der Form nahe, zeigt aber noch einige getrennte Muskeleindrücke.

Bei *Lepetopsis* Whitefield sind die Muskeleindrücke zu einem geschlossenen Hufeisen aneinandergerückt, der Wirbel liegt subcentral.

Ptychopeltis Perner hat den Wirbel wieder vorn, dazu einen hufeisenförmigen Schalenmuskel. Der Mantelrand trug wohl die adaptiven Kiemen unserer heutigen Patellen (Textfig. 167 *b*).

Palaeoscurria Perner hat den Wirbel subcentral, deutlich nach vorn gerichtet. Die getrennten Muskeleindrücke bilden dicht um ihn herum, also weit vom Rande getrennt, ein Hufeisen. Höchst auffallend ist *Pal. recurva* dadurch, dass der Wirbel nach hinten gerichtet ist, nach den Muskeleindrücken zu, gewissermassen ein Situs perversus auf dieser primitiven Stufe.

Dazu als Subgen. *Calloconus* Perner, ähnlich *Palaeacmaea*.

Scenella Billings endlich hat die Schale von *Palaeoscurria*, aber nur wenig stärker getrennte Muskeln.

Ich möchte nicht anstehen, auch *Orthonychia*, die gewöhnlich bei den Capuliden untergebracht wird (s. u.), mit dieser Reihe in Verbindung zu setzen. Die zum Theil weit grösseren Schalen unterscheiden sich im Wesentlichen nur durch die höhere, konische, bisweilen füllhornartige Gestalt.

So unsicher das ganze Gebiet ist, so weisen doch wohl gerade die ältesten gut beglaubigten Arten darauf hin, dass von alter Zeit an in der Strandzone die charakteristischen Napfschnecken hausten. Da fällt vielleicht nichts stärker in die Augen, als die weite Lücke in dem paläontologischen Vorkommen. Sie scheinen vom Perm an bis in die Mitte des Mesozoicums unserem Erdquadranten vollkommen zu fehlen. Das giebt aber im Zusammenhange mit der recenten Verbreitung eine eigenartige Beziehung zur Pendulationstheorie. Der alte paläozoische Stamm

Digitized by Google

würde bei uns ausgestorben sein gegen das Ende der Primärzeit, als wir in Polnähe lagen, entsprechend dem höheren Wärmebedürfniss der alten Gastropoden, das sich aus der Verbreitung der Landdeckelschnecken (s. o.) ergiebt. Damit stimmt das Vorkommen der recenten Untergattungen von *Patella*, *Patina* in Südamerika, *Nacella* am Cap Horn, *Helcion* in Europa und am Cap der guten Hoffnung, *Helcioniscus* nach Osten zu vom Rothen Meer bis zum Pacific. Sie finden ihren Ausstrahlungsherd in den Patellen unseres mitteleuropäischen Tertiärs. Aehnlich liegt es mit der Verbreitung der Acmäen, deren Untergattungen ebenfalls nach West und Ost auseinandergerückt sind, *Collisella* nach Brasilien und Chile, *Collisellina* nach Osten, Amboina, *Tectinodonta* nach den Antillen, und *Scutellina* nach identischen Punkten, d. h. Antillen und Philippinen.

Man geht wohl kaum fehl, wenn man auf die verschiedene Stellung des Wirbels bei den lebenden Patellen und bei *Tryblidium* höheren Werth legt und zwei Gruppen aufstellt:

Palaeodocoglossa: *Tryblidium*. Wirbel häufig am Vorderrande. Silur.

Neodocoglossa: Die lebenden seit der Mitte des Mesozoicums. Wirbel stets subcentral.

Vorläufig scheint kein Anlass vorzuliegen, beide Gruppen unmittelbar aufeinander zu beziehen, bezw. die jüngere von der älteren unmittelbar abzuleiten. Die Verbindung scheint eher auf dem Lande zu liegen. Jedesmal sind bei uns bei äquatorialer Sahwankung, bezw. beim Untertauchen in wärmerer subtropischer oder tropischer Lage entsprechende Formen an den Strand gerückt und dort geblieben; der alte paläozoische Vorstoss ist ausgestorben, der zweite ist erhalten und hat sich am Strande verbreitet, eine Form scheint auch beim Hinabtauchen durch das Littorale in die Tiefsee gelangt zu sein, *Bathysciadium* Pels.

Dass die Docoglossen unter den recenten Gastropoden auch insofern die alterthümlichsten Formen sind, als ihre Schale die Symmetrieform der Prorhipidoglossen bewahrt hat, mag hier nur erwähnt sein.

II. Die Sinuaten.

Die grosse Gruppe der Sinuaten, d. h. der Formen mit anfangs symmetrischem, nachher asymmetrischem Mantelschlitz, dürfte sich in zwei scharf getrennte Sectionen zerlegen, von denen die erste sogar aus der Klasse der Gastropoden auszuscheiden hätte, nämlich

a. Sinuaten mit symmetrischem Mantelschlitz und vermuthlich exogastrischer Schale: Prorhipidoglossen.

b. Sinuaten mit asymmetrischem Mantelschlitz und endogastrischer Schale: Pleurotomariiden im weiteren Sinne.

Die erste Section stellen die Bellerophontiden dar, wofür unten nähere Gründe angegeben werden. Da indess das Urtheil sich nicht für alle scharf fällen lässt, verzichte ich lieber auf eine durchgreifende Abspaltung von den Gastropoden.

Digitized by Google

a. Die Bellerophontiden, symmetrischen Sinuaten oder Prorhipidoglossen (LIV 10—18).

Gewöhnlich werden jetzt die Bellerophontiden den Fissurelliden an die Seite gestellt, da auch bei diesen die Schale secundär so gut wie symmetrisch geworden ist und in der Entwickelung einen Schlitz zeigt, als dessen Rest das apicale Loch bestehen bleibt. Indess sind die Meinungen getheilt genug gewesen. Der Reichthum ihrer nur in ganz seltenen Ausnahmen ein wenig von der bilateralen Symmetrie abweichenden Schalen, dazu das frühe Auftreten im Untersilur erlauben ebensogut, in ihnen die noch symmetrischen Vorläufer der Gastropoden zu erblicken, und Koken selbst lässt noch die Frage nach ihrer wahren Natur offen.

Ich habe mich kürzlich für die letztere Auffassung entscheiden zu sollen geglaubt (Sitzungsber. der naturf. Ges. Leipzig 1904), aber noch unter wesentlicher Abweichung von den bisherigen Ansichten. Ausgehend von der selbständig gewonnenen Anschauung, dass die Cephalopoden, vermuthlich in verschiedenen Sectionen, vom Lande herstammen und mit den Schnecken einen gemeinsamen terrestrischen Ursprung haben*), wobei die gekammerten Schalen decollirten Schneckenhäusern mit erhaltener Gehäusespitze entsprechen, wurde ich auf eine besondere Aehnlichkeit zwischen *Bellerophon* und *Nautilus* aufmerksam. Die Schale von *Bellerophon* hat eine schwielig verdickte Innenlippe; sie dürfte aber nach ihrer Lage keine bessere Parallele haben, als den schwarzen Sattel, den die *Nautilus*-Schale an der gleichen Stelle aufweist, wobei zu bedenken ist, dass sich Kalk und Pigment, gerade bei Lungenschnecken, häufig genug vertreten. Vielleicht kann man auch einen ähnlichen Spiralwulst an manchen Trochidenschalen hierher rechnen, eventuell selbst die verdickte Innenlippe der Neritiden. Die letzteren Bildungen erscheinen aber durch die endogastrische Aufwindung bereits abgelenkt, während die Parallele zwischen *Bellerophon* und *Nautilus* vollkommen ist. Hier kommt dazu, dass sich nach Robert gerade bei *Trochus* (s. o.) die Umkehr der Schale aus der exogastrischen in die endogastrische erst spät und beinahe plötzlich vollzieht, nachdem bereits der Fuss angelegt ist. Da braucht es nur einer ganz geringen zeitlichen Verschiebung, um eine Schnecke mit ausgebildetem Gleitfuss und exogastrischer Schale zu construiren, und diese entspricht vermuthlich den Bellerophonten. Somit habe ich kein Bedenken getragen, diese Formen als die wirklichen

Prorhipidoglossa oder *Amphigastropoda*,

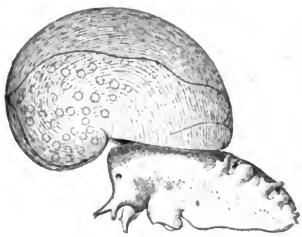
d. h. als das noch symmetrisch gebaute Urmollusk, anzusprechen, das freilich etwas anders aussieht, als das constructiv gewonnene Bild der Autoren. Allerdings stimmt jede Einzelheit mit den theoretischen Forderungen überein, die Symmetrie, der hintere Schalenausschnitt über dem Enddarm, woraus ein längerer, jetzt noch medianer Schalenschlitz

*) Simroth, Ueber den Ursprung der Cephalopoden. Comptes r. du 6me Congrès intern. de zool. Bern 1904.

Digitized by Google

hervorgehen kann, der wieder nach Art von *Haliotis* sich bei *Trematonotus* in eine Reihe von Löchern durch partiellen Schluss zerlegen mag. Dass die Organe des Pallialcomplexes noch bilateral-symmetrisch waren, versteht sich von selbst. Wenn ich in der Construction die exogastrische Schale von *Trochus* mit dem ersten Stadium der Weichtheile nach der Drehung, einfach Robert's Zeichnungen folgend, verbunden habe, so ergiebt sich freilich sofort eine mechanische Unmöglichkeit, insofern als der exogastrische Eingeweidebruchsack mit der Schale zu weit nach vorn über den Kopf hinwegragt und das Gleichgewicht bis zur vollständigen Unbeweglichkeit des Thieres stört. Doch ergiebt dieselbe Figur auch wieder den weiteren Aufschluss. Wir sehen, wie sich zunächst aus dem embryonalen Fusswulst das Propodium entwickelt, das Metapodium abermit den vier Epipodialtastern erst nachträglich hervorsprosst und sich nach hinten ausdehnt. Das Propodium aber hat sich zur Rinne zusammengekrümmt, nach Art des *Nautilus*-Trichters. Wir erhalten also aus den Bellerophonten, bezw. aus der *Trochus*-Larve den *Nautilus*, sobald wir das Metapodium kurz bleiben lassen. Damit aber verschieben sich die vier Paare von Epipodialtastern, die für die Trochiden typisch sind, weiter nach dem Kopf zu. Nun habe ich bereits darauf hingewiesen, dass diese Taster nach Robert hirschgeweihartig, mit höckerig hervortretenden Sinnesknospen besetzt sind. Diese Sinnesknospen können aber zu Haft- und Greiforganen werden, ganz nach Art der Scaphopoden-Captacula, die man in allgemeiner Uebereinstimmung jetzt von solchen ableitet, wobei zu betonen ist, dass bei den älteren Rhipidoglossen die beiden echten Tentakel nach Form und Structur sich noch kaum von Epipodialtastern unterscheiden. Ziehen sich dabei die Taster zu langen Armen aus, so erhalten wir die acht typischen Fangarme der dibranchiaten Cephalopoden, wobei die beiden Lassoarme der Decapoden als echte Tentakel hinzukommen; bleiben dagegen die Epipodialtaster kurz mit ausgebreiteter Basis, dann haben wir die vier Paare Cirrenreihen von *Nautilus*, deren einzelne Cirren den Sinnesknospen so gut entsprechen, wie die Saugnäpfe der Dibranchiaten, die ja auch bei *Cirrotheutis* durch ähnliche Kegel ersetzt sein können. Zur Herleitung der Kammerung bei *Nautilus* genügt es, auf die Anlage des Columellaris in der *Trochus*- und Patellenlarve zu verweisen. Sie sitzt in der Ausbauchung der Schale fest, in gleicher Weise, wie sich der Sipho in der Embryonalkammer von *Nautilus* anheftet. Das erklärt es unmittelbar, wie bei weiterer Aus-

Fig. 169.



Die *Trochus*-Larve, wie sie nach der Anlage des Fusses aussehen würde, wenn sie die exogastrische Stellung der Schale behielte.
Frei nach Robert.

Digitized by Google

dehnung der Schale, wenn der Eingeweidebruchsack sich aus der Spitze zurückzieht und eine Scheidewand bildet nach Art decollirter Schneckenhäuser, der Zusammenhang gewahrt bleibt. Die Drehung fehlt, damit die Zusammenknebelung, welche den Columellaris an die Spindelaxe drängt und allmählich seine Wurzel an dieser herabzieht. Es bleibt vielmehr die ursprüngliche Anheftungsstelle gewahrt, ein Gewebsstrang verbindet sie mit dem weiten Bruchsack, der sich nach der Mündung zu herauszieht; er hält das Loch in der Scheidewand offen und die Gehäusespitze fest, so dass sie nicht, wie bei den Schnecken mit continuirlichem Septum, abbricht. Man vergleiche noch die Markstränge des centralen Nervensystems mit denen der älteren Rhipidoglossen; man beachte namentlich die Verkürzung der Pedalstränge in Parallele mit dem kurzen Fuss, bezw. Trichter, und man wird die Deductionen immer klarer finden. Damit ergiebt sich von allein auch eine neue Ursache für die Ableitung der Aufwindung bei den Gastropoden. Die ursprünglich flache Rückenschale wächst exogastrisch aus (nicht, wie Lang wollte, kegelförmig); damit wird das Gleichgewicht gestört und der über den Kopf hinwegwachsende Bruchsack wird umgedreht und nach hinten gezogen. Stufe für Stufe folgt im engsten Anschluss an die Morphologie und Entwickelungsgeschichte, beinahe völlig ohne hypothetische Zwischenglieder.

Wenn so die Bellerophonten Anlass geben, ihrem geologischen Auftreten entsprechend, die Frage nach den ursprünglichsten Weichthieren und nach dem Zusammenhange der Molluskenklassen untereinander noch einmal kurz aufzurollen, wenn die oft kräftigen und selbst bisweilen noch bunt gezeichneten Schalen mancher Glieder dieser uralten Gruppe auf benthonisches, bezw. littorales, und damit im Grunde terrestrisches Leben hinweisen, so bleibt doch die von den Paläontologen häufig vertretene Auffassung zu berücksichtigen, wonach die Bellerophontiden an die Heteropoden angeschlossen werden, ihnen also eine pelagische Lebensweise zugesprochen wird. In der That erscheinen manche Schalen klein, leicht, ohne Schlitz, statt dessen eher mit Kiel. Und der Einwurf, dass die erwachsenen Schalen recenter Heteropoden durch ihren asymmetrisch aufgewundenen Apex noch immer ihre Abstammung von echten Schnecken documentiren, könnte durch den Hinweis auf die völlig symmetrische Larvenschale von *Oxygurus* entkräftet werden. Geologisch treten freilich die Heteropoden erst spät auf, im Tertiär, was wiederum ihrer zarten und wenig zur Fossilisation geeigneten Schale auf Rechnung gesetzt werden kann. Von dieser Seite scheint also eine exacte Stellungnahme ausgeschlossen. Die Wahrscheinlichkeit spricht wohl mehr gegen, als für eine directe Ableitung der Heteropoden von den Bellerophonten. Und es soll hier nur darauf hingewiesen werden, dass Bellerophonten, wenn sie nach Art der Kielfüsser wirklich pelagisch lebten, ebensogut eine exogastrische Schale haben konnten, nach Art von *Nautilus*, als eine endogastrische, nach Art der Heteropoden. —

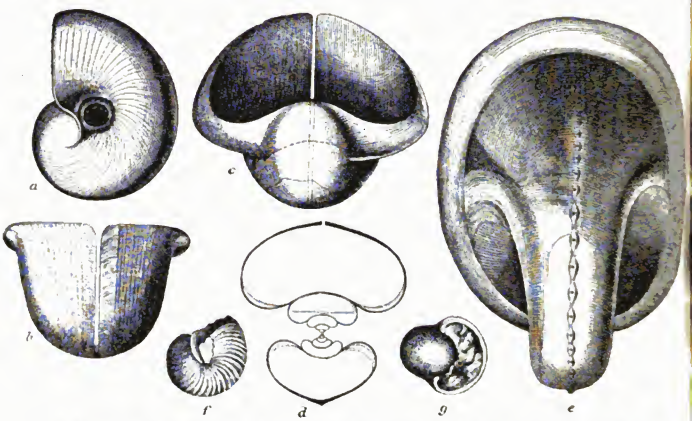
Digitized by Google

Nach diesen theoretischen Erörterungen wende ich mich zu der Auffassung des Materials in der Literatur. Fischer stellt (Manuel) folgende Classification auf:

Bellerophon Montf., mit symmetrischer, kugeliger, beiderseits genabelter Schale. Die Aussenlippe in der Mitte eingeschnitten. Das Schlitzband halbirt die Schale. Callöse Schwiele auf der Innenlippe. Europa, Amerika, Indien, Australien.

Dazu als Subgenera: *Waagenella* de Kon., mit bunter Schale, aus dem Carbon, und *Carinariopsis* Hall aus amerikanischem Silur. Es schliessen sich an die Genera *Phragmostoma* Hall, *Patellostium* Waagen und *Bucania* Hall.

Fig 170.



a—d Bellerophon bohemicus Barr. *e Tremanotus polygonus* Barr. *f. g Moguha regularis* Waagen. Nach Perner und Tryon.

Trematonotus s. *Tremanotus* Hall. An Stelle des Schlitzbandes eine Reihe von Löchern, wie bei *Haliotis*. Silur. Dazu fraglich als Subgenus *Salpingostoma* F. Roemer aus der Grauwacke inzwischen wieder als eigene Gattung abgetrennt (s. u.). Bei *Tremanotus* beschreibt Perner eine Verengerung des letzten Umganges, worauf noch ein letztes trompetenartig erweitertes Mundstück folgt. Sowohl gegen die Verengerung hin, als in dem trompetenartigen Ansatz verdickt sich die Schale.

Cyrtolites Conrad, halb Ammoniten, halb Carinarien gleichend. Silur bis Carbon. Die carbonischen Formen sind eingereiht in die Gattungen *Tropidiscus* Meek., *Tropidocyclus* Kon. und *Tropidodiscus* Waagen. Zweifelhaft gehören hierher *Phragmolithes* Conrad und *Microceras* Hall. *Cyrtonella* Hall ist wahrscheinlich aus der Gruppe zu entfernen und zu *Platyceras* zu stellen.

Digitized by Google

Stachella Waagen, vom Carbon bis zur Dyas, ist insofern unsicher, als die Schale nicht mehr symmetrisch ist, denn der Nabel ist nur auf einer Seite geschlossen.

Verschiedene Genera haben zwar einen Mündungsausschnitt, aber kein eigentliches Schlitzband, was ihre Zugehörigkeit zu den Bellerophontiden stark erschüttert, nämlich:

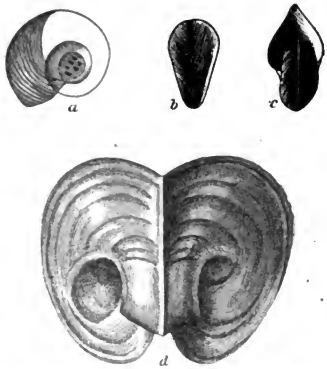
Warthia Waagen. Carbon.

Mogulia Waagen. Carbon.

Euphemus Mac Coy. Carbon.

Noch viel unsicherer ist die Stellung der weit jüngeren *Bellerophina* aus der Kreide (Gault), die zwar auch eine ähnliche Schalenform und eine innere Perlmutterschicht hat; sie weist eine hohe Aehnlichkeit mit der Larvenschale von *Oxygurus* auf. —

Fig. 171.



a—c. *Cymbularia lenticularis*, vergr. Nach Koken. d *Carinariopsis Tschernaschevi* Pern. Nach Perner.

Seither hat sich hauptsächlich Koken bemüht, die Beziehungen der verschiedenen Familienmitglieder zueinander aufzuklären. Dabei macht sich vielfach theils die Aufstellung neuer Formen, theils eine andere Umgrenzung der früheren nöthig. Fortgesetzte Studien haben aber auch Koken seine ursprünglichen Ansichten manchfach modificiren lassen, so dass er 1896*) die Ergebnisse der Studien von 1889, und 1897**) wieder die von 1896 abzuändern sich veranlasst sieht. Ich folge der jüngsten Darstellung.

Aus dem Untersilur, nur mit wenigen Arten (*Bellerophon globulus* Lindstr. u. a.) ins Obersilur ragend, stammt zunächst die Gattung *Cymbularia* Koken. Offen genabelt. Die Hälfte des letzten Umgangs scharf gekielt, zusammengedrückt, mit schmalem, sehr weit zurückreichendem Schlitz. Bei *C. lenticularis* wird die Schale sehr dick, weshalb Steinkerne ein ganz abweichendes Aussehen erhalten, ähnlich *Oxygurus*. Die Gattung *Cymbularia* soll möglicherweise den Ausgangspunkt bilden für die echten Bellerophonten mit geblähter Schale, deren Nabel im Alter callös verdeckt sind. Auch würde das der Stratigraphie insofern entsprechen, als *Bellerophon* im Untersilur noch fehlt.

Sinuites Koken, mit breiter Mündungsbucht, die aber kein Schlitzband hinterlässt, umfasst nur einen Theil der früher von demselben Autor aufgestellten Gruppe des *Bellerophon bilobatus* Sow. Die Aussenseite der

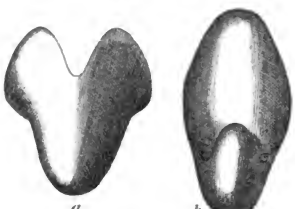
*) Koken, Leitfossilien, 1896.

**) Koken, Die Gastropoden des baltischen Untersilurs. Bull. Acad. Imp. des Sc. St. Pétersbourg. VII. 1897.

Digitized by Google

Windungen trägt innerhalb der Mündung derbe Runzeln. Der Nabel ist verdeckt. Die schwierige Gruppe geht unter Abänderung aller Charaktere bis zum Kohlenkalk durch. Ich würde die Urform von *Nautilus* in ihr suchen.

Fig. 172.



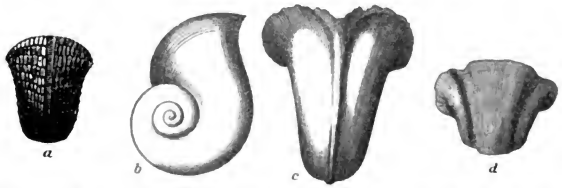
Sinuites Sowerbyi Perner. *a* jung vom Rücken. *b* von der Mündung aus. Nach Perner.

Bucania Hall. Die vielgestaltige Gattung hat deutliche, oft weit genabelte Schalen mit offen liegenden Windungen. Der Schlitz ist schmal und sehr tief, durch die etwas aufgestülpten Ränder kielartig. Das schmale Band liegt entsprechend oft zwischen zwei Leistchen. Die Anwachsstreifen führen fast geradlinig zum Schlitz zurück. Fast glatt oder mit einer Längssculptur in Form runzeliger Rippen.

Bucaniella Meek. Aehnlich *Bucania*, doch ohne Mündungserweiterung und ohne Schlitzband; Reihe des *Bellerophon trilobatus*, einschliesslich des *B. pygmaeus*.

Temnodiscus Koken. Comprimirte, symmetrische Schalen mit sehr

Fig. 173.



a Bucania oelandica Koken. *b, c Bucania expansa* Hall. *d Bucaniella trilobata* Sow. Nach Koken und Tryon.

rasch zunehmenden Windungen. Die Anwachsstreifen stossen auf dem schmalen Rücken winklig zusammen, doch ohne ein Schlitzband zu bilden. Der Nabel von einer Kante umzogen, der einer Einbuchtung des Peristoms entspricht.

Fig. 174.

Oxydiscus sphenonotus Koken. Nach Koken.

Oxydiscus Koken. Comprimirte, scheibenförmige Schale mit weit offenem Nabel, scharf gekielt und mit speerspitzenförmiger, hastater Mündung ohne Innenlippe. |Synonyma sind *Tropidiscus* Meek, bezw. *Tropidodiscus* Waagen. *Bellerophon curvilineatus* und *Euomphalus planissimus* Eichw. gehören hierher.

Digitized by Google

Salpingostoma F. Roemer. Schale symmetrisch, weit genabelt, mit schnell zunehmenden Windungen. Spalt auf dem Rücken des letzten Umgangs. Aeltere Windungen stets mit Schlitzband, dessen Spur aber durch Ueberlagerung einer Schalenschicht verdeckt ist. Mündung meist stark erweitert. Für die meisten, besonders die jüngeren Arten ist eine vermiculäre Runzelschicht charakteristisch, die von den Anwachsstreifen unabhängig zu sein scheint. So gabeln sich die Runzeln bei *S. carrolense* und ziehen sich über mehrere Zuwachsstreifen hin. Die Erweiterung

Fig. 175.

Salpingostoma. Daneben das freigelegte Schlitzband. Nach Koken.

der Mündung steigert sich bei den jüngeren Formen. Für die nachträgliche Ueberlagerung des Schlitzbandes mit einer Schalenschicht muss wohl ein besonderer Mantellappen angenommen werden, der aus dem Schlitz heraussah und sich auf die Aussenfläche der Schale zurückschlug. Die Zuwachsstreifen zeigen eigenartige Ausbuchtungen.

Isospira Koken. Schale symmetrisch scheibenförmig, mit rasch zunehmenden, gewölbten Windungen. Die Zuwachsstreifen laufen ohne Bucht oder Einbiegung quer über den Rücken. Kein Kiel. Die Gattung stellt etwa das morphologische Extrem der Bellerophontiden dar, da Schlitz und Schlitzband verschwunden sind. Aehnliche Neigungen zeigen sich schon bei *Sinuites.*

Cyrtolites Conrad. Symmetrische, sehr rasch zunehmende, unvollkommen spiral gerollte Gehäuse. Die Zuwachsstreifen stossen fast geradlinig auf den Kiel oder bilden dort eine ganz schwache Bucht. Zu einem Schlitz oder Schlitzband kommt es nicht. Die von Eichwald als *Cyrtolites* beschriebenen untersilurischen Arten sind auszuschalten. Zum Theil grosse Formen.

Carinariopsis Hall. Die Mündung ist noch stärker ausgeweitet als bei *Cyrtolites.* Die Schale ist gewölbt, mützenförmig, nach dem Scheitel zu stumpf gekielt. Mündung oval. Lippe verbreitert. Zu den Formen aus amerikanischem Silur scheinen mancherlei verwandte Formen zu kommen, z. B. *Metoptoma*-Arten.

Ueber die Phylogenie der Bellerophontiden kommt Koken zu folgenden Schlüssen: Den ältesten *Bellerophon norvegicus* stellt er zur Gattung *Temnodiscus,* in der er sich durch die fast evolute Aufwindung, die bei obersilurischen Formen wieder häufiger wird, und durch die geringe Bucht der Zuwachsstreifen vor anderen untersilurischen Arten aus-

Digitized by Google

zeichnet. Er vermittelt zwischen dem eigentlichen *Temnodiscus* und *Cyrtolites*, aus dem weiter durch beständiges Nachlassen der Einrollung, bezw. durch sehr starke Windungszunahme *Carianariopsis* entsteht.

Sinuites mit breit gerundeter Bucht der Zuwachsstreifen, schwach comprimirter Schale und beiderseits geschlossenem Nabel lässt sich leicht an *Temnodiscus* anknüpfen. Die nautilusähnlichen *Sinuites* bleiben sehr constant, Ein Uebergang zu *Bucaniella* lässt sich noch nicht finden. Dagegen haben sich aus breitrückigen Bucaniellen die *Trilobatus*-Gruppe und die im Carbon wichtige Gattung *Euphemus* entwickelt. Auch *Salpingostoma* stammt bei richtiger Umgrenzung von den Bucaniellen ab.

Näher hängen unter sich zusammen *Bucania, Cymbularia, Trematonotus. Cymbularia* ist für die späteren Bellerophonten die wichtigste. Alle diese Genera gehen zurück auf scheibenförmige Gestalten mit weitem Nabel und tiefem Schlitz, der ein schmales Band hinterlässt.

Bucania latissima zeigt wellige Verbiegungen an den Rändern des Schlitzbandes. Das führt zu Verwachsungen und zu der Auftheilung des Schlitzes in die Löcher von *Trematonotus*. Die Beziehung wird noch näher durch den Umstand, dass bei *Bucania* der Schlitz, bei *Tremanotus* s. *Trematonotus* die Löcher durch Lunulae geschlossen werden.

Bucania zerfällt gleich von Anfang an in zwei Sectionen, die der *B. cycloides*, welche scheibenförmige Schalen mit langsamer Zunahme der Windungen und mit flachem Nabel hat, und die der *B. radiata*, mit rascher Zunahme, tiefem Nabel etc. Aus letzterer geht *Trematonotus* hervor. Einige Arten schliessen den Schlitz an der Lippe, ohne ihn auszufüllen. So entsteht der Spalt von *Salpingostoma*.

Windungsart und Runzelung knüpfen die echten Salpingostomen an Bucaniellen an. Cymbularien scheinen im ältesten Silur mit tiefgeschlitzten Bucanien und mit *Oxydiscus* zu einem Zweige zu verschmelzen. Gerade in der Mitte zwischen echten Cymbularien und ältesten Oxydiscen steht die kleine *Cymbularia lenticularis* R. Das ergiebt für das baltische Untersilur den folgenden Stammbaum (p. 847).

Als Ergänzung füge ich an die Eintheilung der *Bellerophontacea* nach Ulrich und Scofield von 1897:

1. Fam. Cyrtolitidae.	Genera:	*Cyrtolites* Conrad.
		Microceras Hall.
		Cyrtolitina Ulr.
2. Fam. Protowarthiidae.		*Owenella* Ulr. et Scof.
		Protowarthia Ulr. et Scof.
		Bucanella Meek.
3. Fam. Bucaniidae.		*Tetranota* Ulr. et Scof.
		Kokenia Ulr. et Scof.
		Megalomphala Ulr.
		Bucania Hall p. p.
		Salpingostoma Roemer.
		Tremanotus Hall.

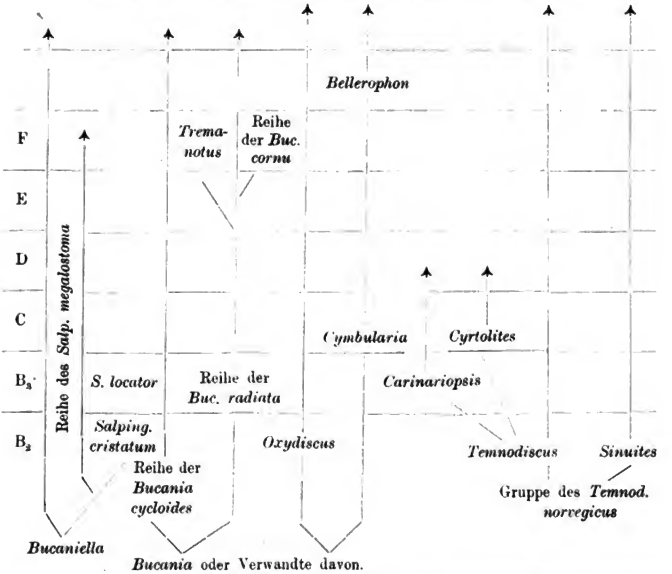
Digitized by Google

	Conradella Ulr. et Scof.
	Oxydiscus Koken.
4. Fam. Bellerophontidae.	*Bellerophon* Mont.
	Bucanopsis Ulr. et Scof.
	Patellostium Waagen.
	Euphemus Mc Coy.
	Warthia Waagen.
	Mogulia Waagen.
	Stachella Waagen.
5. Fam. Carinariopsidae.	*Carinariopsis* Hall.
	? *Pterotheca* Salt.

Die Gattungen endlich, die Perner neuerdings aus dem böhmischen Silur zusammenstellt, sind:

Bellerophon Mont. mit den Sectionen *Sphaerocyclus* Perner, *Prosoptychus* Perner und *Coelocyclus* Perner, *Bucania* Koken, *Bucaniella* Meek, *Bucanopsis* Ulr., *Carinariopsis* Hall, *Conradella* Ulr. et Scof., *Cymbularia* Koken, *Cyrtolites* Conrad, *Isospira* Koken, *Oxydiscus* Koken, *Phragmostoma* Hall, *Ptychosphaera* Perner, *Salpingostoma* Roemer, *Sinuites* Koken, *Sinuitopsis* Perner, *Temnodiscus* Koken, *Tremagyrus* Perner, *Tremanotus* Hall.

Von allen die Diagnosen beizubringen, würde zu weit führen.



Verbreitung der Bellerophontiden im baltischen Untersilur (nach Koken).

Digitized by Google

Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass bereits auf dieser alten Stufe die Gastropodenentwickelung auf beiden Seiten der heutigen Ostsee in scharfem Gegensatz steht. Die skandinavischen Arten sind von den estbaltischen fast durchweg verschieden, wohl ein Hinweis auf den benthonischen, bezw. litoralen Charakter der Fauna, trotz des Reichthums an symmetrischen, scheinbar pelagischen Formen.

Porcellia.

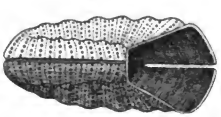
Unter den verschiedenen Formen, die in der Paläontologie aus primären und älteren Secundärschichten vom Devon bis zur Trias unter dem Namen von *Porcellia* beschrieben worden sind, sollen sich nach Koken drei verschiedene Elemente befinden:

a. asymmetrische Pleurotomariiden, wie die triassische *P. Fischeri* Hörnes,

b. symmetrische Cyrtolitiden, also Bellerophontiden, und

c. pseudosymmetrische Schnecken, deren Prosobranchiatennatur sehr fraglich erscheint. Nur die letzteren kommen hier als Vertreter einer besonderen Gruppe in Betracht. Die Schale ist symmetrisch mit asymmetrischem Nucleus, also nach Art der *Atlanta*. Sie besteht aus zwei Schichten, einer papierdünnen Aussen- und einer dickeren Perlmutterschicht. Die äussere ist gegittert oder sculpturirt, wie etwa bei *Argonauta*. Der Schlitz wird von der äusseren Schicht einfach zugedeckt, nicht wie bei Pleutomarien u. a. durch distalwärts concave Anwachsstreifen oder Lunulae. Steinkerne erscheinen also gekielt. Später rückt auch die Perlmutterschicht, allmählich sich verdickend, in der Schlitzrinne vor. Die Thiere lebten wahrscheinlich pelagisch, nach Art der Heteropoden.

Fig. 176.



Porcellia Puzosi Lev. Carbon. Nach Koken.

Dem Einwand, dass für solche Lebensweise die Schale vielfach zu dick gewesen sei, sucht Koken zu begegnen durch den Hinweis auf Formen wie *Hyolithes*, deren Schalen in verschiedenen Horizonten verschiedene Dicke zeigen. Man müsse zur Erklärung verschiedene Beschaffenheit des Meerwassers heranziehen.

Dem wird man entgegenhalten müssen die gleichmässige Zartheit der Schalen aller Prosobranchen, die gegenwärtig pelagisch leben, Heteropoden wie Janthiniden; verschiedene Beschaffenheit des Wassers aber wird man nur für abgeschlossene Meerestheile in Betracht ziehen dürfen, niemals aber für den freien Ocean. Das schlimmste für den Vergleich scheint mir zu sein, dass wir über die Bildung der wunderlichen Atlantenschale mit ihrem hohen, der letzten Windung aufgesetzten Kiel noch ganz im Unklaren sind, da die Untersucher sich von der Morphologie der Weichtheile ganz haben absorbiren lassen.

Digitized by Google

b. Die asymmetrischen Sinuaten oder Zygobranchien.

Sie setzen am besten wohl mit den Hystrichoglossen, d. h. den Pleurotomariiden ein, wiewohl manche Autoren mit den aus ihnen entstandenen Scissurelliden anfangen, und enden mit den Haliotiden, wobei sich die Stomatiiden als eigenartige Familie anschliessen, die indess des Schalenschlitzes entbehren, und von denen es meines Wissens noch nicht untersucht ist, ob sie zygobranch oder azygobranch sind. Die Aehnlichkeit der Schale aber bedingt ihre Stellung. Die Cocculiniden, die man nach Fischer zwischen Haliotiden und Stomatiiden einschiebt, schwenken nach Thiele's neuen Ergebnissen zu den Neritiden ab. Als ganz problematisch erscheint der Zusammenhang zwischen der kleinen fossilen Familie der Velainiellen und den Haliotiden, wie ihn Fischer construirt. Zygobranchie ist bei ihnen wohl ausgeschlossen.

Fam. Pleurotomariiden (LV. LVI 1—5).

Eine allgemeine Uebersicht über die grosse Gruppe, die am schärfsten die Continuität von der Urzeit bis zur Gegenwart vermittelt, ist nicht leicht zu geben, denn die kritischen Arbeiten Koken's, die sich auf die ältere Hälfte, bis zur Trias, erstrecken, bringen in Bezug auf Namen und Abgrenzung vieles Originale, was dann nicht weiter durchgeführt erscheint, und ebenso hat Carl Burckhardt die Durcharbeitung der Familie nicht beendet. Ich folge daher für die Gesammtübersicht zunächst den Compendien, um nachher Koken's und Burckhardt's Ergebnisse besonders zu berücksichtigen.

Pleurotomaria wird als Gattung von Fischer in weiterem Umfange genommen als von Zittel. Letzterer charakterisirt sie (mit den Synonymen *Schizostoma* p. p. Goldf., *Helicis* p. p. Sow., *Ptychomphalus* Ag.) als breit kegelförmig, mit bald hohem, bald niedrigem Gewinde, genabelt oder ungenabelt. Aussenlippe schwach verdickt oder schneidend, mit dem Schlitz, der von hinten her geschlossen wird und ein von zwei etwas erhöhten Linien begrenztes Schlitzband hinterlässt. Hypostracum perlmuttern. Die Gattung beginnt im Cambrium. Aus dem Silur verzeichnet Billings 37, aus dem Devon ca. 100, aus dem Kohlenkalk 160 Species. Dann erfolgt eine starke Abnahme; aus der Dyas werden 4 Arten beschrieben. In der alpinen Trias kommt ein neuer Aufschwung, etwa 40 Arten, wovon die von St. Cassian sich durch geringen Umfang auszeichnen. Sehr reich sind wieder der ganze Jura und die Kreideablagerungen. Eine abermalige Abnahme zeigt das Tertiär; doch finden sich noch mehrere Arten in der sogen. Nummulitenformation der Alpen, eine im Pariser Becken, eine in Belgien, eine im westfälischen Oligocän von Bünde. Die recenten Arten stellen sich (s. o.) in identischer Lage ein, Antillen einerseits, Molukken und Japan andererseits.

Wir haben also in unserem Quadranten eine allerdeutlichste Parallele mit der Pendulation. Die wärmebedürftigen Thiere sind stark entwickelt im Paläozoicum, sie verschwinden beinahe in der alten Eiszeit;

Digitized by Google

mit dem Schwanken nach Süden nehmen sie wieder zu, zuerst klein, dann immer stärker entwickelt. Bei der nächsten polaren Phase, im Tertiär, neue Abnahme, im Diluvium völliges Erlöschen unter dem Schwingungskreis, dagegen Einstellung am Ost- und Westpol, in den Gebieten continuirlicher Tropenwärme, an den Antillen und Molukken. Schliesslich erheben sie sich wieder bei polarer Schwankung auf der pacifischen Seite bis Japan.

Deslongchamps u. a. beschränken den Namen *Pleurotomaria* auf Formen mit breitem und kurzem Schlitz und trennen vier Subgenera ab:

a. *Leptomaria* E. Desl. Niedrige, oft fein spiral gestreifte Formen, mit schmalem Schlitzbändchen und langem Schlitz. Dogger. Malm. Kreide.

b. *Cryptaenia* Desl. Niedrig, kreiselförmig, kugelig oder breit, meist glatt, rundliche Mündung mit kurzem, breitem Einschnitt; das Band ist nur auf dem letzten Umgange sichtbar und verschwindet nach oben unter der Naht. Nabel oft schwielig verdickt und verdeckt. Verbreitet im Paläozoicum, besonders im Kohlenkalk, auch in der Trias und im Lias ziemlich häufig, selten im oberen Jura und in der Kreide.

c. *Polytremaria* d'Orb., von Fischer als Gattung abgetrennt. An der kreiselförmigen Schale ist der Schlitz in eine Reihe runder Löcher zerlegt. Kohlenkalk.

d. *Trochotremaria* Ryckholt. Der vorigen ähnlich, das Band verwischt, dafür nur eine Anzahl runder Löcher, wovon zwei oder drei offen. Kohlenkalk.

Von diesen Gruppen ist offenbar *Leptomaria* im Secundär als Wärmeform entwickelt, umgekehrt *Cryptaenia* als eine Anpassung, wohl die älteste, an gemässigtes Klima zu betrachten, ähnlich *Poly-* und *Trochotremaria*.

Fischer's Gliederung der Gattung ist insofern bemerkenswerth, als danach die recenten Formen, selbst von den Antillen, als Reste verschiedener Gruppen erscheinen. Die Sectionen sind:

Pleurotomaria s. str. Jura.
Talantodiscus Fischer. Lias.
Pyrgotrochus Fischer. Lias.
Pterotrochus Fischer. Jura. Antillen (*Pl. quoyana*).
Chelotia Bayle. Eocän.
Entemnotrochus Fischer. Antillen (*Pl. Adansoniana*).
Leptomaria Desl. Jura. Kreide.
Ptychomphalina Bayle. Carbon.
Gosseletina Bayle.
Pithodea Kon. Carbon.
Mourlonia Kon. Carbon.
Agnesia Kon. Carbon.
Worthenia Kon. Silur.

Digitized by Google

Phanerotrema Fischer.
Rhineoderma Kon. Carbon.
Cryptaenia Deslongchamps. Lias.
Yvania Bayle. Carbon.

Dazu als Subgenus: *Scalites* Conrad. Amerikanisches Silur. Alpine Trias? Doch wird diese Bezeichnung als unsicher betrachtet. Ebenso sieht Fischer das silurische *Raphistoma* (s. u.) und *Helicotoma* als Untergattungen von *Pleurotomaria* an, sogut wie die devonische *Britonella* Kayser, bei der die Mündung auf das Gewinde zurückgeschlagen ist, und die carbonische *Luciella* Kon. mit niedrigkreiselförmiger, genabelter Schale und rhombischer Mündung.

Fischer betrachtet auch *Porcellia* als eine flachgedrückte *Pleurostomaria* (s. o.).

Fig. 177.

Agnesia ryckholtiana Kon., daneben die vergrösserte Anfangswindung. Nach Koken.

Catantostoma Sandb., kleine, schlank kegelförmige Formen mit verengerter Mündung. Devon bis Trias.

Odontomaria F. Roemer nur noch mit einem Mündungsausschnitt als Rest des Bandes. Devon der Eifel. Verwandt ist *Trochotoma* Deslongch. vom Rhät an durch den Jura; davon wird wieder *Ditremaria* d'Orb. abgetrennt. Bei erwachsenen Stücken von *Trochotoma* war der Schlitz an der Mündung wieder geschlossen und zu einem sanduhrförmigen Spalt geworden. Noch eine dieser kleineren Formen ist *Temnotropis* Laube aus der Trias.

Die paläozoischen Murchisonien dagegen betrachtet Zittel einfach als gestreckte, turmförmige Pleurotomarien. Als solche haben wir sie jedenfalls als Schnecken anzusehen, die an senkrechten Felsen lebten. Damit stimmt die häufige Ausfüllung der obersten Umgänge mit Kalk, ein Mittel zur Erhöhung der Stabilität. Während in der Regel die Schale längsgerippt ist, wird das glatte *Hormotoma* Salter als Section abgetrennt aus dem Silur Tasmaniens. Die canadischen Formen mit aufgelösten Windungen stellt Fischer in das Subgen. *Loxoplocus*.

Koken erweitert die Familie der Murchisoniiden insofern, als er sie bis in das Mesozoicum reichen lässt (alpine Trias). Er trennt davon ab *Vistilia* und *Verania* mit gekielten, *Pseudomurchisonia* mit gewölbten Umgängen. Wichtig ist das Fehlen der Perlmutterschicht, wohl Grund genug, die Familie Murchisoniidae ganz von den Pleurotomarien zu trennen. Koken denkt an Verwandtschaft mit den Loxonematiden, ja es scheinen directe Beziehungen zu recenten Turritelliden (*Colpospira*) zu bestehen, auf die wir unten zurückkommen.

Räthselhaft ist die cretaceische *Disoteka* Gardner. Sie gleicht der *Murchisonia*, soll jedoch zwei Schlitzbänder haben. Fischer hat wohl recht, nur Kiele darin zu erblicken.

Digitized by Google

Scissurella mit der zarten Schale und schwachen Perlmutterschicht stellt endlich das jüngste Glied der Familie dar, von der Kreide bis zur Gegenwart. Bei dem Subgenus *Schismope* wiederholt sich wieder der Vorgang, dass sich der Schlitz an der Mündung schliesst. *Scissurella* ist noch weit verbreitet. *Schismope* zeigt deutlich den Rückgang zum Ostpol während der Eiszeit. Im französischen Tertiär auftauchend, lebt sie jetzt im Mittelmeer, an Neucaledonien und Japan.

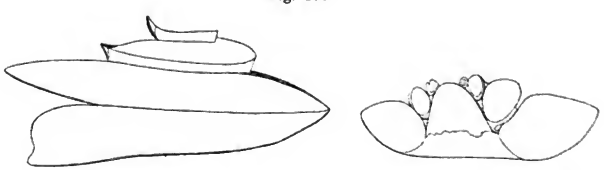
Die Genera *Phanerotinus* und *Euomphalopterus*, welche Fischer als fraglich an die Pleurotomariiden anschliesst, stellt Zittel unter die Solariiden (s. u.). Zu bemerken ist ihre Fähigkeit, fremde Körper zu agglutiniren (s. u.).

Wenn, wie mir scheint, die vorstehende Uebersicht der Familie bereits ein leidliches theoretisches Verständniss ermöglicht, so ist jetzt noch der Ausbau Koken's im Einzelnen zu berücksichtigen. In seiner übersichtlichsten Arbeit (Entwickelung der Gastropoden) gliedert er folgendermassen:

Raphistoma und seine Verwandten, Familie Raphistomidae (LVI 6—8).

Die ältesten haben nur einen Einschnitt in der Aussenlippe, die Reihe endet aber in Formen mit echtem Schlitzband, also echten Pleurotomariiden. Sie sollen gleichwohl eine Gruppe für sich bilden. Vom

Fig. 178.



Rhaphistoma obvallatum Wahl. Daneben Querschnitt des Steinkerns. Nach Koken.

Raphistoma gualterianum sollen zwei Reihen ausgehen; bei der einen senkt sich das Gewinde ein, die Schale hat die Tendenz, den Ausgangspunkt zu überhöhen, womit sich eine Abrollung verbindet. Hierher gehören Formen, die man unter *Maclurea* (s. u.) und *Eccyliomphalus, Eccyliopterus, Phanerotinus* gestellt hat, wahrscheinlich auch unter *Euomphalus*. In der zweiten Reihe setzen sich die Umgänge scharf voneinander ab, und es bilden sich Tropenformen aus, die ebenfalls zum Theil unter *Euomphalus* gestellt werden.

Die Gattung *Pleurotomaria*.

Koken versucht aus zusammengehörigen Schichten ähnliche Formen phylogenetisch zusammenzustellen und kommt zu einer Anzahl von

Digitized by Google

Gruppen, von denen indess bei dem Flusse der Gestalten sich bestimmte Diagnosen gar nicht geben lassen, weshalb es auch unmöglich ist, in Kürze seine Ansichten wiederzugeben. Die Gruppen, für die später (s. u.) Gattungsnamen eingeführt wurden, sind folgende:

a. *Pleurotomariae latevittatae* (*Schizostoma* Bronn ex parte). Die Grundform ist *Pl. hyperboraea* Koken oder *Pl. elliptica* His. Das Schlitzband ist sehr breit und flach, von scharf ausgeprägten Lunulae bedeckt. Die Anwachsstreifen sind fadenförmig. Die Gruppe beginnt im Silur, entfaltet sich besonders reich im Devon, reicht bis in den Kohlenkalk und in die Trias. Den Mittelpunkt bildet *Pl. delphinuloides.*

b. *Pleurotomariae labrosae*, *bicinctae* und *coronatae.* Die Gruppe beginnt im Untersilur; in St. Cassian ist sie durch kleine Formen vertreten, der letzte Ausläufer ist vermuthlich die recente *Scissurella.*

c. *Pleurotomariae interruptae.* Den Ausgangspunkt bildet *Pl. subcomarginata* Hall, niedrig, ungenabelt, tiefe Nähte, flachconcaves Schlitzband zwischen zwei Kielen, mit scharfen, rückwärts gebogenen Querrippen, die an der Naht zu Knötchen verstärkt sind. Doch fehlen die Rippen neben dem Schlitzband. Etwa Devon bis Trias.

d. *Scalites* und Verwandte. Beginnt wohl im Devon mit *Euomphalus Bronnii* Goldf. Es gehören Formen von *Mourlonia*, *Raphistoma* u. a. hierzu.

e. Gruppe der *Pleurotomaria elegans* d'Arch. und de Vern. = *Agnesia* de Kon. Das Schlitzband liegt unter dem Rand, die Embryonalwindungen liegen flach, die Struktur ist meist körnig durch Kreuzung von Längs- und Querrippen. Hierher *Platyacra.* Viele Arten sind linksgewunden. Die Sculpturen können allmählich schwinden.

Ausser diesen sollen noch andere, abweichende Pleurotomariengruppen existiren.

Die Murchisonien, vielfach durch ihren Ausguss charakterisirt, sind doch mit den Pleurotomarien eng verbunden; es lassen sich drei grosse Gruppen unterscheiden: die *Angulatae*, *Cingulatae* und *Cavatae*, dazu eine vierte, die Uebergänge zwischen den ersten beiden umfasst. Auffallend ist die Aehnlichkeit mit *Vicarya* aus dem Tertiär von Niederländisch-Indien, die ein echtes Schlitzband besitzt, aber durch ihre verdickte Mündung sich als Potamidide kennzeichnet. —

Im Cambrium tritt nach Koken zunächst *Raphistoma* (*Ophileta* autt.) als Vertreterin der generalisirten Mantelspaltschnecken auf. Sie leitet rasch zu *Pleurotomaria* über, schliesst aber ganz wie *Euomphalus* die inneren Windungen durch Querböden ab und bildet auch das Schlitzband etwas abweichend von *Pleurotomaria.* Wenig jünger sind die tiefsilurischen *Ophileta*-Arten Nordamerikas. Daran schliesst sich *Straparollus* ohne Schlitzband etc. Die Ableitungen sind insofern von geringerem Interesse, als es vorläufig unmöglich erscheint, über die Anatomie irgendwie bestimmtere Schlüsse zu machen.

Die Gruppirung aller der bisher behandelten Formen mit weiterer

Digitized by Google

Gliederung ergiebt sich aus den Leitfossilien, von denen stufenweise aufgezählt werden:

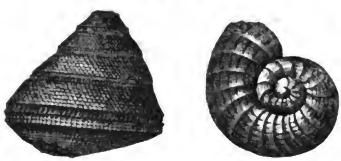
A. Cambrium und Untersilur: *Pleurotomaria* mit neun verschiedenen, nicht weiter benannten Sectionen, *Murchisonia*, *Ectomaria* Koken (turmförmig mit breitem Ausguss, die tiefe Bucht der Anwachsstreifen zwischen zwei Kielen; früher mit der vorigen vereinigt), *Raphistoma* mit 5 Sectionen, *Eccyliopterus*, *Euomphalus*, *Lysospira* Koken.

B. Obersilur: *Pleurotomaria* mit 7 Sectionen, *Centrifugus* für *Pleurotomaria planorbis*, *Murchisonia* mit 2 Sectionen.

C. Devon: *Pleurotomaria* mit 5 benannten Untergattungen:
Euryzone Koken (*Pl. delphinuloides* s. o.),
Gosseletina Bayle,
Platyloron Oehl.,
Buechelia Schlüt.,
Luciella de Kon.,
Murchisonia, *Agnesia*, *Brilonella*, *Catantostoma*, *Pleuronotus*, *Discohelix*, *Euomphalus*, *Platyschisma*.

D. Carbon und Perm: *Pleurotomaria* mit 10 Sectionen, *Gosseletina*, *Yvania* (mit treppenförmigem Gewinde etc.), *Agnesia*, *Polytremaria*, *Luciella*, *Worthenia*, *Murchisonia*.

Fig. 179.



Pleurotomaria (*Echetus*) *subscalariformis* Hoernes. Daneben der vergrösserte Apex. Trias von Hallstatt. Nach Koken.

E. Trias (Gastropoden der Trias von Hallstatt): Die grosse Gattung wird hier in Sectionen gegliedert, so dass den einzelnen wieder neue Genera zufallen, die aber, dem Zoologen schwer verständlich, aus einer Section in die andere übergreifen:

1. *Pleurotomaria* Defr. s. str., *Pl. anglica* und verw.
2. Gruppe der *Pl. Fischeri* Hoernes.
3. Gruppe der *Pl. Haueri* Hoernes.
4. Gruppe der *Pl. Reussi* Hoernes.
5. Gruppe der *Pl. Wittei* Koken.
   Echetus Koken (Gruppe der *Pl. subscalariformis*).
   Euzone Koken.
   Sisenna Koken.
6. Gruppe der *Sisenna turbinata* Hoernes spec.
7. Gruppe der *Sisenna Daphne*.
   Arten von *Sisenna*.
   Rufilla Koken, kleine, kugelige, spiral gestreifte Schalen mit sehr breitem Rand.

Digitized by Google

Sagana Koken (= *Euryalox* Cossmann), kegel- oder eiförmig, Umgänge stufenförmig abgesetzt, weit und kantig genabelt.

Worthenia Kon., ähnlich der vorigen, noch mit besonderer Kante.

Wortheniopsis Böhm, Marmolatakalk. Ebendaher *Trachybembix* Böhm, *Schizogonium* Koken, *Stuorella* Kittl.

Pterotrochus P. Fischer, eine Reihe kreisel- und kegelförmiger kleiner Formen.

Kokeniella Kittl (*Porcellia* autt. non Leveille), scheibenförmig, doch stets unsymmetrisch, oft mit zierlichen Sculpturen.

Luciella Kon. Das Schlitzband ist stets auf die scharf abgesetzte Unterseite getreten.

Luciellina Kittl, um 1900 aufgestellte Gattung, umfasst die ungenabelten Luciellen der Trias.

Enantiostoma Koken, kegelförmig, weitgenabelt, linksgewunden. (Es ist unmöglich, auf die Kritik dieser Formen, die z. Th. von anderen Autoren unter ganz verschiedene Genera vertheilt sind, *Pseudophorus*, *Littorina*, *Turbo* etc., hier einzugehen.)

F. Jura: Die Genera *Cryptaenia*, *Worthenia*, *Leptomaria* und *Trochotoma* werden von *Pleurotomaria* ausgeschieden. Letztere zerfällt in 5 Tribus, die sich z. Th. aus älteren Formen ableiten lassen:

1. *Simplices*. Kegelförmig, mit vertieften Nähten und gewölbten Windungen, glatt oder schwach verziert, mit flachem oder concavem breiten Bande.

2. *Anglicae*. Das breite Band etwa in der Mitte der Windungshöhe. Spiralrippen. Höcker oder radiale Falten zwischen Naht und Band.

3. *Conoideae*. Kreiselförmig, mit flacher Aussenseite und Basis, welche letztere durch einen Randwulst von jener abgesetzt ist. Das breite Band ist dem Wulste genähert; keine Knoten zwischen Seiten und Band.

4. *Reticulatae*. Meist gegittert, auch mit Radialfalten und Höckern. Das schmale, convexe Band auf einer Kante, welche eine schräg zur Naht ansteigende Fläche und die Aussenseite trennt.

5. *Granulatae*. Niedrig kreiselförmig. Das Band auf der Mitte der Oberseite. Rand wulstig, oft gekerbt. Nabel offen oder durch Callus z. Th. ausgefüllt. Rauhe Spiralstreifen oder Gittersculptur.

Weiter nach der Kreide und dem Tertiär zu hat Koken die Gruppen nicht verfolgt. —

Leider sind auch C. Burckhard's Untersuchungen über die Pleurotomariiden (Neues Jahrb. f. Mineral. 1897, I) bisher ein Torso geblieben. Er betont ausser der Nothwendigkeit der Berücksichtigung aller Schalencharaktere, namentlich des Schlitzbandes, den Werth der individuellen Entwickelung für die Stammesgeschichte. Sie ist namentlich an den mesozoischen Formen gut zu verfolgen. Bisher gelang es ihm,

Digitized by Google

7 Hauptgruppen zu verfolgen, denen sich aber wahrscheinlich noch zahlreiche andere anschliessen werden. Bedenklich erscheint vielleicht die Einbeziehung der Murchisonien (s. u.).

I. Hauptgruppe der *Pleurotomaria bicincta* Hall.

(Hierher: *Pleurotomaria auct.* p. p., *Murchisonia* p. p., *Worthenia* Kon., *Wortheniopsis* Böhm, *Temnotropis* Laube.) Schale mit einem oder mit zwei Kielen, von denen der obere das vorragende Schlitzband trägt. Aeltere Formen mit Anwachsstreifen, jüngere mit einem Netzwerk von Anwachs- und Spiralstreifen. Dazu bisweilen Subsuturalknoten.

Silur — Trias.

1. Gruppe der *Pleurotomaria bicincta* Hall. Schlitzkiel glatt, Sculptur schwach. — *Worthenia sigaretoides* Kittl bildet den Uebergang zur

2. Gruppe der *Temnotropis*. Umgänge rasch anwachsend. Gestalt ohrförmig.

3. Gruppe der *Worthenia Münsteriana* Kon. Schlitzkiel deutlich geknotet. Subsuturalknoten.

4. Gruppe der *Worthenia subgranulata* Münst.

5. Gruppe der *Worthenia subcoronata* Münst. Schlitzkiel mit zu kräftigen Dornen angeschwollenen Lunulis.

6. Gruppe der *Murchisonia angulata* Phil., wahrscheinlich hierher gehörig, ebenso

7. Gruppe der *Pleurotomaria benediana* und *virgulata* Kon.

II. Hauptgruppe der *Pleurotomaria* Lindström.

(Hierher *Pleurotomaria*, *Murchisonia*, *Mourlonia*, *Ptychomphalus* und *Pterotrochus* Böhm.) Schlitzband annähernd median, meist eingesenkt. Sculptur sehr schwach.

Silur — Jura.

1. Gruppe der *Pleurotomaria comata*. Konisch. Schlitzband rinnenartig vertieft. Daran

2. Gruppe der *Pl. Mariani* Grum. Schlitzband mit einer Medianleiste. Geologisch jünger ist die

3. Gruppe der *Murchisonia cava*.

III. Hauptgruppe der *Pl. striata* Sow.

(Hierher *Pleurotomaria*, *Murchisonia*, *Mourlonia*, *Ptychomphalus*, *Schizodiscus* Kittl.) Schlitzband median, durch Leisten eingefasst, jederseits mit einer Ringfurche, neben den Spiralrippen. Sonst Quersculptur.

Silur — Trias.

Darunter 2 Gruppen, wovon die zweite turmförmige Gestalten einschliesst.

IV. Hauptgruppe der *Pl. delphinuloides* Schl.

(Hierher *Pleurotomaria*, *Murchisonia*, *Mourlonia*, *Ptychomphalus*.) Breites, flaches Schlitzband, schwache Sculptur.

Silur — Carbon.

V. Hauptgruppe der *Pl. labrosa* Hall und *subclathrata* Sdb.

(Hierher *Pleurotomaria*, *Mourlonia*, *Ptychomphalus*, *Yvania*, *Bayleia*, *Gosseletia*, *Gosseletina*, *Plocostoma*, *Ditremaria*, *Trochotoma*). Schlitzband

Digitized by Google

supramedian, an der Kante zwischen Ober- und Aussenseite der Umgänge, oder noch weiter nach oben. Sculptur aus Spiralrippen, die oft geknotet oder rückgebildet sind.

Silur — Jura.

1. Gruppe der *Pl. labrosa* und *subclathatra*. Schlitzband an der Kante. Umgänge treppenförmig abgesetzt.

2. Gruppe der *Pl. pumila* Kon. Von der vorigen durch Spiralknotenreihen unterschieden.

3. Gruppe der *Pl. josephinia* Gem. Aehnlich der vorigen, doch der letzte Umgang an der Mündung abwärts gebogen. Innenlippe mit Falte u. s. w. Aus ihnen ist hervorgegangen

4. *Ditremaria*, woraus wieder abzuleiten ist die eine Hälfte der Gattung

5. *Trochotoma* Eug. Desl.

6. *Yvania* Bayle (*Baylea* Kon.), unmittelbar von 1 abgestammt, mit allen Uebergängen.

7. *Gosseletina* Bayle, ein anderer, ebenso scharf verfolgbarer Zweig von 1.

8. *Trochotoma* p. p. Die zweite Hälfte dieser Gattung schliesst sich nach der individuellen Entwickelung an die Trias-Gosseletinen an. Vermuthlich hat auch hier *Haliotis* ihren Ursprung genommen.

9. *Rhaphitomella* Kittl und *Cryptaenia* Desl. zeigen durch die Jugendschalen der letzteren, dass diese von *Raphitomella* abstammt. Diese geht wieder auf die Gosseletinen (7) zurück.

VI. Hauptgruppe der *Pl. decussata* Sdb.

(Hierher *Pleurotomaria*, *Rhineoderma* Kon., *Temnotropis* Gem., *Agnesia* Kon.)

Silur — Trias.

Theils rechts-, theils linksgewunden. Schlitzband inframedian.

VII. Hauptgruppe der *Pl. subcancellata* Mstr.

(Hierher *Pleurotomaria*, *Leptomaria*, *Kokenella* Kittl, *Zygites* Kittl, *Stuorella* Kittl, dazu mehrere der Koken'schen Gattungen von Hallstadt.)

Trias — Tertiär.

Ausgangspunkt für alle folgenden ist die

1. Gruppe der *Pl. subcancellata* Mstr. Konisch. Schlitzband vertieft zwischen zwei Leisten, submedian. Regelmässige Gittersculptur.

Die dazu gehörigen Formen bezeichnet Burckhardt geradezu als Embryonaltypen. Eine Varietät der *Pl. subcancellata* mit einer scharfen Kante über dem Rand, aus der Trias von St. Cassian, und ihr directer Nachkomme *Pl. subdecorata* Mstr. aus dem Lias, sind die Stammformen von 2 und 3.

2. Gruppe der *Pl. granulata* Sow. Jura.

3. Gruppe der *Pl. Quenstedti* Mstr. Jura.

4. Gruppe der *Pl. anglica* Sow. Sie machen in der Jugend sämmtlich das Stadium der *Pl. subcancellata* durch. Später pflegt die Sculptur kräftiger zu werden, mit Querknoten über und unter dem Band.

Digitized by Google

Jura — Kreide.

5. Gruppe der *Pl. Studeri* Mstr. In der Jugend verhalten sie sich gleichfalls wie *Pl. sub cancellata*. Später nähern sie sich der vorigen Gruppe erwerben aber unter dem Band eine zweite tiefe Ringfurche.

Jura — Kreide.

6. Gruppe der *Pl. Agathis* und *amoena* Desl. Sie schliessen sich durch die *Pl. Deshayesi* Desl. aus dem Lias an die triadischen Vertreter der Gruppe 1 an und scheiden sich in zwei Untergruppen:

a. *Pl. amoena*. Jura.

b. *Pl. Agathis* Desl. und *Sismondai* Mstr. Jura — Tertiär.

7. Gruppe der *Pl. Chryseis* Laube. Anfangs ebenfalls der *Pl. subcancellata* ähnlich, gleichen sie nachher der vorigen Gruppe, von der sie sich durch die niedergedrückte Gestalt und das Zurücktreten der Sculptur unterscheiden.

Jura.

Die beiden nächsten Gruppen stammen nicht von der *Pl. subcancellata* ab, sondern haben mit ihr einen gemeinsamen vortriadischen Ursprung.

8. Gruppe der *Pl. conoidea* Desl. Regelmässige Kegel. Schlitzband inframedian. Basis flach. Mündung dreiseitig.

Trias — Kreide.

Die triadischen Stuorellen bilden einen Seitenzweig.

9. *Kokenella* Kittl und *Zygites* Kittl.

Trias.

Von besonderem Interesse sind die Beispiele von Epistase oder Gonepistase im Eimer'schen Sinne oder für das biogenetische Grundgesetz Haeckels, d. h. der Nachweis einer Reihe von ontogenetischen Entwickelungsstufen bei einer Art, denen eine Reihe ausgebildeter Species in aufeinanderfolgenden Schichten entspricht.

So gehören zu vier Stadien von *Pl. catenata* Burckh. folgende Arten:

1. *Pleurotomaria subcancellata* Mstr. Var. Trias von St. Cassian.
2. *Pl. subdecorata* Mstr. Lias *δ*.
3. *Pl. Quenstedti* Mstr. Lias.
4. *Pl. catenata* Burckh. Brauner Jura *ε*.

Zu vier Stufen von *Pl. ancestralis* Burckh. gehören:

1. *Pl. subcancellata* Mstr. Trias von St. Cassian.
2. *Pl. Deshayesi* Desl. Lias.
3. *Pl. Agathis* Desl. Bajocien.
4. *Pl. ancestralis* Burckh. Callovien von Balin.

Eine entsprechende, auf die Ontogenie der letzten Art gegründete Reihe bilden:

1. *Pl. subcancellata* Mstr. Trias von St. Cassian.
2. *Pl. Amalthei* Quenst. Lias *γ*.
3. *Pl. precatoria* Desl. Brauner Jura *δ*.
4. *Pl. coronata* Burckh. Callovien von Balin.

Digitized by Google

Eine vierte baut sich genau so auf, gegründet auf die zunehmende Sculptur:

1. *Pl. subcancellata* Mstr. Trias von St. Cassian.
2. *Pl. araneosa* Desl. Lias *δ*.
3. *Pl. echaillonensis* d'Orb. Weisser Jura *ε*.
4. *Pl. multiformis* Zitt. Tithon von Stramberg.

Endlich lassen sich bestimmte Entwickelungsrichtungen verfolgen. Das Schlitzband ist anfangs eine eingesenkte Furche, zuletzt wird es convex, wulstartig vortretend. Dieses Endziel wird aber auf doppeltem Wege erreicht, entweder durch directe Umwandlung durch einfache Verwölbung bei den Gruppen:

1. *Pleurotomaria Agathis* Desl. . . . . VII, 6,
2. „ *Chryseis* Laube . . . VII, 7,
3. *Ditremaria Eng.* Desl. . . . . V, 4,
4. *Trochotoma* „ „ . . . . . V, 5,
5. *Pleurotomaria striata* Kon. . . . . III, 1,
6. „ *decussata* Sdb. . . . . VI,

oder aber dadurch, dass neben dem vertieften Band zunächst mehrere Spiralleisten auftreten, die nachher kräftiger werden und sich wulstartig verbreitern. Das ergiebt die Reihe:

1. *Pleurotomaria Mariana* Gemm. . . . II, 1,
2. „ *Quenstedti* Mstr. . . . VII, 3,
3. „ *granulata* Sow. . . . . VII, 2,
4. „ *anglica* Sow. . . . . VII, 4,
5. „ *conoidea* Desh. . . . . VII, 8,
6. „ *labrosa* Hall . . . . . V, 1,
7. „ *delphinuloides* Schl. . . IV.

Ganz ähnlich verhält sich die Sculptur, die in verschiedenen Reihen mit Gittersculptur beginnt, worauf Quersculptur und ähnlich Längssculptur folgt, in Uebereinstimmung mit den Resultaten an den recenten Prosobranchien (s. o., S. 205 ff.).

Fam. Fissurellidae (LV I9—13).

Fissurella. Die jetzt in den gemässigten und warmen Meeren reich entwickelte Gattung, die ihr Maximum in Südamerika hat, ist ziemlich häufig im Neogen, etwas seltener im Eocän, noch 12 Species im Pariser Becken. In der Kreide nimmt sie ab. Mehrere kleine Formen aus dem oberen Tithon, Coralrag und Dogger, keine aus der Trias, eine aus irischem Carbon. Die devonische Art aus der Eifel hält Zittel für zweifelhaft.

Die Subgenera gelten den Paläontologen für belanglos; sie sind es nicht, wenn man die Verbreitung berücksichtigt. *Macroschisma* ist nach dem Ostpol ausgewichen: Philippinen, China, Australien; *Fissurellidea* nach Osten und Westen: Antillen, Südamerika, Tasmanien; *Lucapina* aus unserem Miocän nach Westen: Californien; *Pupillia* nach Süden und Südwesten: Südafrika, Südamerika. Die Verbreitung erklärt sich leicht, wenn

Digitized by Google

man bedenkt, dass das Maximum in der Kreide und im Tertiär in Mitteleuropa lag.

Aehnlich ist es mit den kleinen Formen, für die *Rimula* und *Puncturella* verschieden als Gattungs- oder Untergattungsnamen gebraucht werden.

Puncturella, im Jura und Neogen Europas, lebt jetzt in arctischen und antarctischen Meeren.

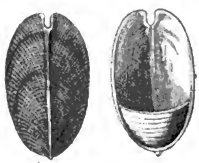
Rimula, etwa vom Lias an in Europa, ist in der Gegenwart beiderseits bis nach dem Pacific ausgewichen: Philippinen, Südsee, Westküste Amerikas. Sie hat einen distal geschlossenen Mantelschlitz, ähnlich *Schismope*. Ebenso

Semperia, fossil im Eocän des Pariser Beckens, recent nach Süden verlegt: Madeira.

Cranopsis, im italienischen Tertiär, jetzt abyssisch westlich im biscayischen Golf und an den Antillen, östlich bei Japan.

Fissurellisepta, ebenfalls aus italienischem Tertiär, jetzt gleichfalls abyssisch westwärts: Europa, Antillen.

Fig. 180.



Zidora ligustica Bellardi. Ligurisches Pliocän. Nach Fischer.

Zidora zeigt das geographische Verhältniss noch viel schärfer. Im Tertiär von Italien, Pliocän von Ligurien, hat sie sich jetzt symmetrisch eingestellt an den Antillen und Japan, ähnlich wie *Pleurotomaria*.

Emarginula, eine Strandform mit vielen fossilen Arten in Europa, vereinzelt im Kohlenkalk, in der Trias, im Dogger und Malm, häufiger in Kreide und Tertiär, lebt jetzt noch in den europäischen Meeren, während die tropischen Formen sich identisch an den Antillen und Philippinen aufhalten. Von den Untergattungen findet sich *Deslongchampsia* im unteren Oolith. Die anderen sind recent.

Scutum endlich, mit 14 Arten im Pariser Becken, ist jetzt nach Süden und Südosten ausgewichen: Madeira, Japan, Philippinen, Australien, Neuseeland, überall alten Festlandrändern folgend.

Fam. Haliotidae.

Haliotis tritt in der oberen Kreide von Maastricht auf und wird im europäischen Miocän und Pliocän häufiger. Wenn jetzt auch noch einige Arten an der europäisch-afrikanischen Küste vorkommen, so hat sich doch das Maximum nach dem Ostpol verschoben: Indic, Australien, Japan, andererseits Californien.

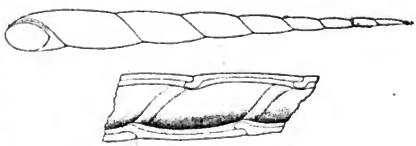
Hier schliesst Fischer als besondere Familie *Velainiella* aus dem Eocän der Bretagne an, eine fast nadelförmige Schale ohne Spindel, der innere Hohlraum, vollständig ungegliedert, entspricht dem äusseren Umriss. Zittel bringt die auffällige Schale unsicher unter die Pleurotomariiden neben *Murchisonia*.

Digitized by Google

Fam. Stomatiidae, (LV I14—18).

Die ohrförmigen Schalen ohne Schlitz sind fossil kaum mit Sicherheit von *Sigaretus* u. a. zu unterscheiden; daher sind die Angaben über paläozoisches Vorkommen mit Vorsicht aufzunehmen. Fischer notirt allein das Auftreten im Gault Europas. Ich gebe eine *Stomatia* und eine *Gena* aus der alpinen Trias nach Koken. Die *Gena*-Schale erinnert stark an *Testacella*. Die lebenden Formen haben sich sämmtlich nach dem Ostpol zurückgezogen, nur *Stomatella* findet sich auch am Cap der Guten Hoffnung; *Stomatella*: Cap, Rothes Meer, Indic, Molukken, Australien, Japan; *Gena*: Rothes Meer, Indic, malaischer Archipel, Australien, Pacific; *Broderipia*, *Stomatia*, *Microtis*: Philippinen, Neucaledonien, Pacific.

Fig. 181.



Velainiella columnaris Vasseur.
Nach Vasseur (Fischer).

Von besonderem Interesse ist die fluviatile *Phaneta* vom Ostpol, von Borneo. Wenn auch die Stellung der valvatenähnlichen Schale ganz unbestimmt ist, so deutet doch wohl die innere Perlmutterschicht mit Bestimmtheit auf ein *Rhipidoglossum*.

Für die bisher behandelten Schnecken, die Sinuaten, wird man nach den gegebenen Einzelheiten die Regel aufstellen können, dass sie gewisse mittlere Grössenwerthe des Körperumfangs nicht überschreiten. Die grössten, wohl *Haliotis*, sind zugleich diejenigen, die geologisch am spätesten auftreten. In die kalten Meere dringen von den Sinuaten nur kleine Formen ein.

Ueber die muthmassliche Herleitung der Sinuaten.

Wenn Koken's genaue Untersuchungen zu Recht bestehen, dann haben wir unter den sinuaten Gastropoden von Anfang an einen doppelten Hergang, die echten Pleurotomarien, bei denen das Schlitzband oder der offene Schlitz fast die ganze Spira überzieht und nur die ersten Umgänge des Apex frei lässt, und die Raphistomiden, die bei verhältnissmässig grossen Schalen gar keinen Schlitz haben, sondern nur einen schwachen Ausschnitt der Aussenlippe. Die ersten würden auf kleine Landformen zurückgehen, von der Grösse des Apex, die als solche vom Land aus untergetaucht wurden und nun Kiemen bekamen; die ganze Spira, so weit das Band reicht, wäre dann erst eine nachträgliche Erwerbung im Wasser, nachdem die Lungenathmer zu Kiemenathmern geworden waren. Die Raphistomiden dagegen würden sich von grossen Luftathmern herleiten, wie etwa *Cyrtophorus* oder *Pterocyclus*, die eben erst im Wasser randständige Kiemen erwarben.

Digitized by Google

III. Die Trochomorphen.

Die Turbiniden, Trochiden und Verwandte gehen bis weit ins Silur zurück, aber Koken weist darauf hin, dass der Nachweis um so schwieriger und unsicherer wird, je weiter rückwärts man geht, wegen des Erhaltungszustandes. So ist es denn auch beinahe unmöglich, eine bestimmte Umgrenzung zu geben, insofern als die Gattungsnamen bei den alten Formen so stark durcheinander gehen, dass eine schärfere Gruppirung nur bei der Bezugnahme auf einzeln herausgegriffene Arten möglich wird. Es geht daher schwerlich an, Koken an dieser Stelle weiter zu folgen und das Gros zu vernachlässigen, für welches ich den Handbüchern mich anzuschliessen kaum umhin kann.

Wohl aber muss auf einige Schlüsse Koken's mit allem Nachdruck verwiesen werden. Einmal kommt er über einen engen Zusammenhang zwischen Trochiden und Littoriniden nicht hinweg, so dass er sie als nahe Verwandte betrachtet; sodann aber findet er eine einzige bestimmte Verknüpfung nach Schalenform und Deckel zwischen gewissen fossilen Turbiniden und Cyclophoriden. Er sagt (Entwickelung, S. 426):

„Wenn wir ganz objectiv die Gestalt der Schale und die Beschaffenheit der Deckel von *Polytropis* in Betracht ziehen, so drängt sich eine Aehnlichkeit auf, welche wohl der reiflichen Untersuchung werth ist, nämlich die mit den Cyclophoriden, jenen dem Landleben angepassten Gastropoden, welche neben den Cyclostomatiden früher als Pulmonata operculata den Landschnecken eingereiht wurden, jetzt aber meist neben den Littoriniden stehen. In neuester Zeit hat man gefunden, dass auch die Beziehungen zu *Cyclostoma* nicht so sehr enge sind, sondern dass sie den Turbiniden (*Delphinulla* und *Cyclostrema*) noch näher stehen als diese. Eine Art, wie *Cyclophorus semisulcatus* Sow., trägt ganz den Habitus der Gotländer *Oriostoma* oder *Polytropis*, und im Deckel der Gattung *Pterocyclus* haben wir bis ins Detail eine Wiederholung der silurischen Form. Es widerstrebt mir, dies als zufällige Aehnlichkeit aufzufassen, wenn ich auch die Schwierigkeit nicht verkenne, eine Verbindung jener alten marinen mit den erst aus relativ jungen Schichten bekannten Cyclophoriden herzustellen. Einmal müssen sich dieselben doch von marinen Vorfahren abgezweigt haben, und es ist nicht das erste Beispiel, dass uralte Typen sich aufs Land oder ins Süsswasser zurückgezogen haben."

Hierzu ist nur zweierlei hinzuzufügen: erstens, dass der Hergang aller Wahrscheinlichkeit nach der umgekehrte war, als der von Koken construirte, und zweitens, dass unter *Polytropis* hier etwas Anderes zu verstehen ist, als die pliocäne Section von *Valvata*, wie sie Sandberger aufgestellt und Fischer acceptirt hat, wiewohl auch darüber Zweifel aufkommen können, bei der auf hohe Alterthümlichkeit deutenden Morphologie der Valvaten. — Fast versteht es sich von selbst, dass die von

Digitized by Google

Koken betonte Beziehung noch nicht den Schlüssel bietet für die ganze Gruppe, am wenigsten für die Formen mit Spindelschwiele.

Nach diesen grundlegenden Bemerkungen gehe ich zur systematischen Gruppirung über. Es dürfte praktischer sein, die Trochomorphen mit Fischer in eine Anzahl Familien aufzulösen, als mit Zittel nur Gruppen einer Familie Trochidae anzuerkennen; sie würde vermuthlich stark divergirende Formen umfassen. Wie sehr hier z. Th. die Willkür in Frage kommt, ist indess leicht nachzuweisen. Die Gruppen des einen entsprechen keineswegs immer den Familien des anderen.

Fam. Turbinidae (LVI 19—31).

Die Unsicherheit in der Bestimmung der älteren Formen beruht bald auf dem Fehlen des Operculums, bald auf der mangelnden Perlmutterschicht. Bei dieser bleibt es wieder fraglich, ob sie anfangs vorhanden war und nur nachträglich in gewöhnlichen Kalk umgesetzt wurde, bis ein glücklicher Fund etwa die Entscheidung bringt.

Turbo, jetzt vorwiegend in den tropischen Meeren, fossil vom Silur an, bei uns continuirlich, die echten besonders im Pariser Miocän. Die früheren Formen stehen im Allgemeinen an Grösse hinter den recenten zurück. Von den recenten Subgenera nach der Zittel'schen Eintheilung etwa folgende:

Sarmaticus und *Prisogaster* vom oberen Jura an.

Collonia, kleine, dickschalige Formen aus Trias, Jura, Kreide und Eocän.

Ninella, Kreide und Tertiär.

Cyclonema, ähnlich *Collonia*, mit erweiterter Mündung, palāo- und mesozoisch, Littorinide?

Trochonema Salter, von Fischer fraglich als Subgenus von *Cyclonema* betrachtet, wird von Koken zum Typus einer eigenen Familie Trochonematidae erhoben mit den Gattungen:

Trochonema Salter,
Lepidotrochus Koken,
Hyperacanthus Koken und
Eucycloscala Cossmann.

Fig. 182.

Deckel von *Cyclonema striatum* Hisinger. Von der Seite und im Querschnitt. Nach Lindström (Fischer).

Die Gruppe ist danach nicht, wie Fischer noch annimmt, auf das Palaeozoicum beschränkt, sondern geht in die Trias. Bezeichnend ist der vorspringende ein- oder mehrfache Kiel, der ebenso in Knoten- oder Stachelreihen aufgelöst sein kann. Triadisch ist auch die 1903 von Pickard aufgestellte Gattung

Tectospira, dünnschalig, kreiselförmig, ungenabelt. Die Umgänge längsgekielt, mit nach vorn gebogenen Querrippen und tiefer Naht. Die Mundränder nicht zusammenhängend, mit gefalteter Ausbuchtung. Die Ausbuchtung führt, wie bei *Trochonema,* nicht zur Schlitzbandbildung.

Holopea aus Silur und Devon, *Isonema*, *Callonema* aus Devon ebenso fraglich.

Digitized by Google

Clisospira, silurisch, stellt Fischer zu *Xenophora*; die Beziehungen sind wohl ganz unsicher (Textfig. 197 f. g).

Turbonellina und *Portlockia*, aus Devon und Carbon, fraglich zu Littorinen.

Aclisina Kon., Kohlenkalk und Dyas, nach Fischer zu den Scalariiden.

Miss Donald hat *Aclisina* kürzlich einer genauen Revision unterzogen und betrachtet sie als Vorläufer der Turritelliden. Die drei von de Koninck aufgestellten Arten gehören zu drei verschiedenen Gattungen. *Aclisina* (*A. pulchra* u. a.) schliesst sich eng an *Promathildia* aus Trias und Jura an und an liassische Turritellen. Das Subgenus *Rhabdospira* hat eine weniger sigmoidale und weniger vorgezogene Aussenlippe. Die neue Gattung *Acclisoides* wird zu den Murchisoniiden gerechnet. Sehr klein und relativ kürzer ist *Micrentoma* n. g.

Pithodea Kon., Kohlenkalk, zwei grosse, gestreckt eiförmige Species, von Fischer fraglich zu *Pleurotomaria* gezogen.

Turbinilopsis Kon., Kohlenkalk.

Turbonitella Kon. (Devon, Kohlenkalk), *Rhabdopleura* (Kohlenkalk), fraglich zu Littoriniden.

Fig. 183.

Turbonitella biscrialis Phill. Carbon. Nach Koken.

Tinochilus und *Pleuratella* (kleine Formen), Lias.

Eunema (*Amberleya*, *Eucyclus*), die dünne, verlängert kreiselförmige Schale mit knotigen Spiralrippen, vom unteren Silur bis zur Kreide. Typische Formen stimmen wieder mit jurassischen *Eucyclus*, mit *Purpurina* u. a. Gegen die Anschauung, dass *Eunema* zu den Littoriniden gehört, macht Zittel die Perlmutterschicht geltend, die bei Arten aus dem Moskauer Jura deutlich zu sehen ist. Doch stellt Koken die triassischen *Eucyclus* als besondere Familie Eucyclidae unter die Ctenobranchien.

Microdoma Carbon, *Ataphrus* Gabb Kreide.

Onkospira Zitt., ähnlich, aus Dogger und Malm.

Lesperonia, s. Trochidae.

Spironema, obere Kreide von Nordamerika.

Stelzneria Cenoman.

Hamusina Gemell., dünn, conisch turmförmig, linksgewunden, wie die meisten übrigen an den Besonderheiten des Peristoms kenntlich, Lias.

Platyacra, turmförmig, mit abgeplattetem Apex, linksgewunden, weitgenabelt, Rhät.

Cirrus, conisch, linksgewunden, weit- und tiefgenabelt, längsgerippt, mit knotigen Wülsten, der letzte oft mit verlängerten, bisweilen hohlen Stacheln besetzt. Lias und Dogger. Die Arten werden sehr verschieden aufgefasst und bald auf *Euomphalus*, bald auf *Pleurotomaria* bezogen. Von den Subgenera lebt eins, *Angarina*, jetzt noch weit nach dem Pacific verschoben an Japan, wohl unter der gleichen Breite, welche Mitteleuropa

Digitized by Google

zur Jurazeit einnahm, ein anderes, auf verschiedene *Euomphalus*-Arten gegründet, gehört dem Keuper an.

Phasianella, jetzt noch in den kleinen Tricolien europäisch, sonst weit nach der Südhemisphäre verschoben, findet sich fossil ziemlich continuirlich vom Devon an.

Oriostoma Mun. Chalmas (s. *Horiostoma*), paläozoisch, stellt Zittel als Subgenus zu *Platyostoma* und *Strophostylus* und schliesst es damit an die Velutiniden an (s. u.). Die Ansicht von Koken s. o. Fischer hat es, wie dieser, unter den Turbiniden. Später trennt Koken eine besondere Familie „Oriostomidae" ab, mit den Gattungen *Hordostoma*, *Tubina*, *Pseudotubina* und *Colubrella*.

Fig. 184.

Eunema strigillata Salter. Rechts *Platyacra impressa* Schafh. Dachsteinkalk. Darüber der Apex. Nach Zittel.

Astralium, fossil von der Trias an, zeigt in der recenten Verbreitung auf das deutlichste das Pendulationsgesetz. Die Arten leben zum Theil noch im Mittelmeer und sind einerseits nach dem Westpol: Antillen, Westamerika, anderseits nach dem Ostpol: Indic, China, Japan, Australien, Neuseeland, verschoben. Von den Untergattungen etwa folgende:

Calcar, von der Kreide bis jetzt.

Guilfordia, am Rande des letzten Umgangs mit langen Stacheln, ebenso.

Bolma, Pachypoma, Tertiär und recent.

Uvanilla, von der Trias bis jetzt. Die Formen aus Trias und Jura weit kleiner als die lebenden.

Lithopoma, Pomaulax, Cookia recent.

Fam. Cyclostrematidae Fischer (= Liotiinae Adams. Zittel. LVI 32—35).

Das Uebergreifen der Familie in die Nachbarn bei den verschiedenen Autoren lasse ich unberücksichtigt. Selbst unter den recenten bleibt bei den kleinen Formen viel Unklarheit.

Cyclostrema mit den verschiedenen Sectionen recent kosmopolitisch, nach Sandberger fossil im Oligocän.

Liotia, recent tropisch und subtropisch, bei uns im Eocän (*Liotina*), und zwar sind die lebenden nach Süden und Osten verdrängt: Cap, Australien, Philippinen. Fraglich hierher *Scaevola* aus sizilianischem Lias.

Craspedostoma Lindstr. aus gotländischem Silur.

Crossostoma aus dem Jura, beide durch ihr Peristom ausgezeichnet. ersteres mit einem Appendix an der Naht, letzteres mit einem röhrenförmigen Ansatz.

Chilocyclus (*Cochlearia*), turmförmig, mit trompetenartig erweiterter Mündung. Trias von St. Cassian.

Digitized by Google

Scoliostoma Braun, ähnlich, mit aufsteigendem letzten Umgang. Devon.

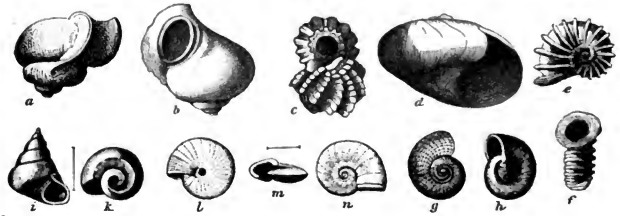
Conchula Steininger, letzter Umgang der Schalenaxe parallel. Devon.

Man wird durch diese Formen an eine Reihe von Landdeckelschnecken, *Opisthostoma, Cataulus* u. a. gemahnt.

Codonocheilus Whiteaves, aus canadischem Silur.

Teinostoma (*Tinostoma*), vielleicht besser, wie die folgenden, mit Zittel zu den Umboniinen zu stellen, fossil vom Carbon an, häufig im Pariser Eocän, zeigt auf das deutlichste die Folgen der Pendulation, denn die lebenden sind nach Westen und Osten bis in den Pacific ver-

Fig. 185.



Cyclostrematiden.

a, b Crossostoma reflexilabrum d'Orb. *c Liotia Gervillei* Desh. *d Umbonium* (*Rotella*) *heliciforme* Goldf. *e, f Brochidium cingulatum* Mü. *g, h Teinostoma rotellaeformis* Desh. *i, k Lewisiella* (*Pitonellus*) *conica* d'Orb. *l, m, n Helicocryptus pusillus* Röm. Nach Fischer, Koken, Zittel.

drängt: Westküste von Nordamerika, Japan, China, Philippinen, und zwar dürften die pacifischen Breiten denen entsprechen, welche die Schöpfungsstellen auf unserer Erdhälfte früher einnahmen. Auch die recenten Subgenera, die Fischer anschliesst, fügen sich dem Gesetze:

Pseudorotella, Antillen, westlich.

Discopsis, Mexiko, westlich.

Leucorhynchia, Neucaledonien, östlich.

Vitrinella, kleine, dünne Schalen, von denen C. B. Adams viele Arten von den Antillen und Panama beschrieb, zum Theil etwas unsicher, aus Trias, Jura und Tertiär.

Eine Anzahl kleiner lebender Formen, fraglich hierher bezogen, würde in der Verbreitung durchaus passen:

Microtheca, östlich, Japan.

Moerchia, Ostpolgebiet im weiteren Sinne. Rothes Meer, China, Japan.

Cirsonella, östlich, Australien.

Haplocochilus, westlich, Westküste Amerikas.

Hier kann die Zoogeographie die Systematik nur unterstützen.

Digitized by Google

Umbonium (*Rotella*) schon in unserem Devon, im Tertiär etc., jetzt im Ostpolgebiet: Indic, China, Japan, Philippinen, Neucaledonien. Fischer schliesst hier die recente *Livona* von den Antillen an.

Turbina Kon., mit einigen Arten im Carbon, ebenso *Anomphalus* Meek und Worth, und *Rotellina* Kon., vielleicht auch *Glyptobasis*.

Photinula, bei uns in der Kreide, jetzt auf der südlichen Halbkugel.

Ethalia, fossil bei uns im oberen Jura, jetzt im Pacific.

Lewisiella Stol., Lias, Eocän. *Isanda* und andere verwandte kleine Formen im Ostpolgebiet.

Plocostylus Gemellaro, im Lias von Sizilien.

Helicocryptus, klein, flach, einem *Planorbis*, speciell einer *Segmentina* ähnlich, in Jura und Kreide bei uns.

Brochidium Koken, triassisch, ähnlich, doch mit starken Querrippen und dickem, kreisförmigem Peristom.

Chrysostoma Gray (*Ataphrus* Gabb), bei uns in Trias und Jura, mit einem am Ostpol lebenden Rest. Dazu *Trochopsis* jurassisch.

Pleuratella und dazu wohl *Pterocheilos* Moore im Lias.

Eumargarita Fischer (*Margarita* Leach), fossil vereinzelt in Lias und Kreide, jetzt arctisch.

Solariella ganz ähnlich, cretaceisch fossil und arctisch recent, nach Koken triassisch.

Margaritella in nordamerikanischer Kreide.

Pycnomphalus Lindström, palāo- und mesozoisch.

Fam. Trochidae (LVII 11—18).

Abgesehen von dem Zwischengreifen in die vorhergehenden Gruppen, welches Koken zur Aufstellung der Familie Trocho-Turbinidae veranlasst, sondert Zittel die Umboniinen, die ich bei den Cyclostrematiden genommen habe, Fischer die Delphinuliden ab. Wenn wir sie zusammenlassen, so entsteht doch manche Schwierigkeit wegen des Umfangs, den die verschiedenen Autoren den einzelnen Gattungen geben. Vorläufig scheint eben an den Schalen allein noch kein durchgreifendes Verständniss möglich. Abweichungen, die man bei der Aufstellung nicht umgehen kann, machen keinen Anspruch auf Originalität oder theoretischen Werth.

Delphinula, jetzt tropisch um den Ostpol, fossil von Fischer gar nicht berücksichtigt. Nach Zittel schliessen sich eine Anzahl meist kleinerer aus Jura, Kreide und Tertiär von Mitteleuropa an, also in typischer Verschiebung. Die jurassischen weichen zum Theil durch höhere Spira ab.

Hier ungefähr dürfte unterzubringen sein die von Pickard 1903 aufgestellte Gattung

Fritschia aus der deutschen Trias, delphinulopsisartig, mit lose verbundenen Umgängen und starken Querrippen.

Fischer bringt eine Reihe von Formen zu den Delphinuliden, welche jetzt kaum noch dahin gestellt, vielmehr meist zu den Euompha-

Digitized by Google

liden bez. Solariiden (s. u.) und den Vermetiden (s. u.) gezogen werden, nämlich:

Straparollus, paläozoisch, mit den Subgenera
Straparella, aus europäischem Carbon,
Straparollina, aus canadischem Silur,
Omphalocirrus, Devon bis Trias,
Echinocirrus, *Turbonellina*, Carbon.
Serpularia, aus dem Devon des Harzes.

Aehnlich unsicher ist wohl die Stellung der von Fischer herangezogenen

Tubina aus böhmischem Silur, die meist unter *Bellerophon* gerechnet wird. Doch ist hier wohl Fischer's Beschreibung nach Originalexemplaren massgebend. Danach ist die Schale doch nicht ganz symmetrisch, und die drei Reihen runder Eindrücke, die sich auf den zierlichen Spiralrippen des letzten Umgangs finden, bedeuten keine Löcher als Schlitzreste, sondern die Bruchstellen von Stacheln. Koken's Abbildungen liefern den Beweis. Sie stammen aus der alpinen Trias. Ueber die Stellung der Gattung bei Koken, in der Familie der Horiostomiden, s. o.

Trochus, jetzt Warmwasserformen, fossil bei uns in mesolithischen Schichten und besonders im Tertiär, fraglich im Palaeozoicum. Die Subgenera etwa nach Zittel:

Trochus s. str., von der Kreide bis jetzt.
Tectus, vom Jura bis jetzt.
Polydonta Schum. s. *Lamprostoma* Swainson, Tertiär uud recent.
Carinidea Swainson s. *Infundibulum* Ad. (non Montf.), vom Jura bis jetzt.
Flemingia, kegelförmig zugespitzt, Silur, Devon und Carbon.

Rothpletzia Böhm, eine Species aus dem Marmolatakalk, die wahrscheinlich zu *Bolma* überführt.

Eunemopsis Kittl, ebendaher, zierliche, kleine Kreisel.

Clanculus Montf. kann als treffliches Beispiel gelten für Entstehung unter dem Schwingungskreis und Verschiebung nach Süden und Ostpol. Bei uns in der Trias, namentlich aber im Pariser Eocän, jetzt im Mittelmeer, an der westafrikanischen Küste im Süden, im Indic und namentlich Pacific um den Ostpol. Die recente Untergattung

Olivia zeigt noch Etappen desselben Wegs: Mittelmeer, Pacific.

Chilodonta (*Craspedotus*, *Otavia*, *Danilia*) taucht bei uns im Jura auf (z. Th. allerdings scheint der Name auch für fossile Bucciniden zu gelten).

Calliostoma Swainson (*Calliosoma*, *Zizyphinus*), von unserer Trias an, lebend in allen Meeren. Sehr bezeichnend aber die Untergattungen:

Eutrochus, vom Lias an bei uns fossil, jetzt nach West: Antillen, und Ost: Indic, Australien, auseinandergedrängt: ähnlich
Basilissa, abyssicol, östlich: Japan, Australien; südlich: Canaren; westlich: Antillen, Ostküste von Südamerika.

Digitized by Google

Bembix, abyssicol bei Japan.

Turcica, fossil bei uns von der Kreide an, recent australisch, also wohl in Symmetriestellung.

Turcicula Dall, recent an den Antillen, fossil in der alpinen Trias.

Euchelus, mit den vier Paar typischen Epipodialtastern und feinen, fadenförmigen, secundären Anhängen in derselben Linie, recent um den Ostpol: Indic, Pacific, fossil in unserer Kreide, vielleicht schon im Jura.

Fig. 186.

Turcicula costellata Koken. Längsschnitt. Nach Koken.

Nach Koken gehören hierher aus der alpinen Trias: *Solariella* (s. o.),

Flacilla Koken, kegelförmig, mit gewölbten Windungen. Nabel mit gerundeter Kante abgesetzt,

Tylotrochus Koken, kreiselförmig, mit schräger Mündung, Aussenlippe innen schwielig verdickt. Spindel durchbohrt. Nabel geschlossen.

Gibbula, fossil vom Jura an; die recenten weit verbreitet, aber doch sehr bezeichnend. Der Typus lebt in den europäischen Meeren und nach dem Ostpol zu, im Rothen Meere und Indic; von den Untergattungen sind *Circulus* und *Steromphalus* europäisch, *Monilea*, *Solanderia*, *Minolia* pacifisch, *Calliotrochus* indisch-pacifisch, *Umbonella* japanisch, *Norrisia* westlich, an der Küste von Oregon. Bei aller Zerrissenheit lässt sich doch die Verschiebung der Flachwasserformen nach Westen und Osten verfolgen. Afrika scheint keine an seinen Küsten zu beherbergen.

Elenchus, mit der Phasianellenähnlichkeit in der Schale, ist zwar mit den Sectionen und Untergattungen: *Phasianotrochus*, *Thalotia*, *Odontotrochus*, *Bankivia* nur lebend bekannt, aber die Beschränkung auf Australien-Neuseeland weist deutlich genug auf eine Form hin, die bei uns entstand und nach dem fernsten Ostwinkel verdrängt wurde. Fossile dürften leicht genug mit Phasianellen verwechselt werden.

Lesperonia, durch gekielte Umgänge ausgezeichnet, in französischem Oligocän.

Monodonta, fossil in unserem Tertiär, vielleicht auch schon in Trias und Kreide, jetzt mit den Untergattungen auf das deutlichste von uns auseinanderstrahlend. Die Gattung selbst am Ostpol: Indic, Pacific; die Subgenera:

Trochocochlea: Europa, Westafrika,
Diloma: Südamerika,
Neodiloma: Südliche Meere,
Oxystele: Cap.

Gaza, nur recent, zeigt die gleichmässige Verdrängung nach Ost und West; die Formen sind abyssicol, *Gaza* an den Fidschi-Inseln, *Callogaza* und die von Dall dazu gestellte *Microgaza* an den Antillen.

Digitized by Google

Omphalius Phil. s. *Neomphalius* Fischer wird die Untergattung *Chlorostoma* aus unserer Kreide angegeben. Die recente Vertheilung entsprechend:

Neomphalius: Antillen, Westküste von Amerika, also westlich, bereits vor dem Miocän dorthin gelangt, vor der Entstehung der Brücke zwischen Nord- und Südamerika.

Chlorostoma westlich: Westküste von Amerika, und östlich: China, Japan.

Tegula, Westküste von Nordamerika.

Als zweifelhafte paläozoische Formen können hier etwa angeschlossen werden:

Eotrochus, aus amerikanischem Cabon.

Pycnomphalus und *Onychochilus* aus gotländischem Silur.

Pycnomphala aus der Trias von Koken zu den Umboniiden gestellt (s. o. Cyclostrematiden).

IV. Die Neritomorpha (Neritaemorphi Koken).

Der grosse Rest der Rhipidoglossen, der, soweit recent, die deutlichsten Beziehungen zu Süsswasser und Land hat, wird von Koken unter obigem Namen zusammengefasst. Freilich machen die ausgestorbenen Gruppen, namentlich aus paläolithischen Schichten, Schwierigkeiten genug; und wenn in der Discussion namentlich von demselben Autor so oft auf die mannigfaltigen Beziehungen einer bestimmten Gattung zu den verschiedensten Familien hingewiesen wird, unter Betonung des genetischen Gesichtspunktes, so weiss man erstens nicht, inwieweit man wirklich ein Recht hat, solche Formen an die Basis grösserer Zweige zu stellen, wozu auch im Einzelnen kaum der Versuch gemacht worden ist, zweitens, wieviel von dieser Aehnlichkeit auf falscher Deutung und Namengebung, und drittens, wieviel auf verschiedener Ausbildung der Schale innerhalb desselben Genus, also auf zufälliger Aehnlichkeit und Analogie, beruht. Fischer stellt 6 Familien auf, die ohne Epipodialanhänge sind (meiner Meinung nach infolge früheren Landlebens und noch naher Beziehungen zum Lande), nämlich Proserpiniden, ohne Operculum, Heliciniden, Hydrocäniden, Neritiden, Macluritiden und Neritopsiden; man sollte die nur recent bekannten Cocculiniden jetzt den Neritiden anreihen. Bei der Seltenheit, mit der kleinere Landschnecken versteinern und in versteinertem Zustande sicher kenntlich bleiben, fasst Zittel die ersten drei Familien als paläontologisch nebensächlich zusammen; die Neritopsiden werden in sehr verschiedenem Umfange genommen, indem *Naticopsis* den Uebergang mindestens zu den Naticiden andeutet. *Maclurea* wird sehr wechselnd untergebracht, bei den Euomphaliden, bez. Solariiden, sogar bei den Heteropoden. Mir scheint, dass Fischer, der vorzügliches Material untersuchte, das meiste Anrecht auf Berücksichtigung hat.

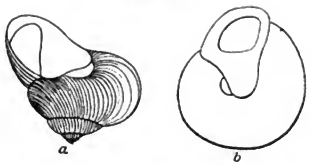
Digitized by Google

Fam. Proserpinidae, Helicinidae, Hydrocaenidae.

Die terrestrischen Familien der Rhipidoglossen würden, vom postpliocänen Funde der *Helicina* in Nordamerika abgesehen, aus der Paläontologie zu streichen sein, trotzdem ihnen theoretisch ein hohes Alter zukäme. Da stellt sich aber rechtzeitig

Dawsoniella (*Dawsonella* Bradley) ein, eine kleine, zweifellos terrestrische Schnecke aus dem Carbon von Indiana, die, anfangs für eine Helix gehalten, jetzt für eine Helicinide gilt.

Fig. 187.



Dawsoniella Meeki Bradley. Carbon von Indiana. 6:1. Nach Fischer.

Fam. Neritidae (LVII 25 bis 27).

Ueber die postembryonale Umbildung der Schale von *Velates* nach Woodward s. o. unter Schale. In der Eintheilung folge ich Fischer, insofern er die Formen anders unter die marinen Neriten und die fluviatilen Neritinen einordnet, als die Paläontologen.

Nerita, recent im Warmwasser, bei uns in der Kreide und im Tertiär. Sehr deutlich ist das Verbreitungsgesetz beim ersten Genus

Otostoma, aus der oberen Kreide von Mitteleuropa, Algier und Kleinasien, dazu

Lyosonia, aus dem Jura von Utah,

Lissochilus, aus Trias und Jura bei uns.

Neritina, bereits in unserem Lias, wiewohl Zittel die jurassischen Formen lieber zu *Oncochilus* ziehen will. Sonst von der Kreide bis zum Pliocän, hier in lacustrischen Bildungen.

Velates, in marinen Ablagerungen aus dem Eocän von Europa, Aegypten, Kleinasien, Indien und Madagascar.

Velatella, aus den Laramieschichten Nordamerikas.

Tomostoma, Eocän.

Neritoconus, jurassisch.

Oncochilus, Trias, Jura.

Neritotoma, Jura.

Dejanira, aus lacustrischen, nach Zittel aus brackischen Süsswasserablagerungen der europäischen Kreide.

Pileolus, noch patellenähnlicher als *Navicella* s. *Septaria*, Jura, Kreide, dazu

Gargania Guiscardi, ebenfalls cretaceisch.

Fam. Neritopsidae und Naticopsidae (LVII 21—24).

Die wunderlichen Deckel von *Neritopsis* und *Naticopsis* sind unter verschiedenen Namen (Peltarion u. a.) für sich beschrieben und classificirt worden. Ihre Uebereinstimmung lässt kaum Zweifel an der Zusammengehörigkeit der Gattungen aufkommen. Höchstens könnte

Digitized by Google

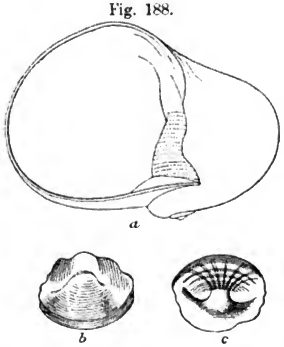
man an der systematischen Stellung der ganzen Familie Anstand nehmen.

Neritopsis (*Radula, Delphinulopsis* autt.), jetzt nach dem Ostpolgebiet verdrängt, findet sich bei uns vom Jura an, im siebenbürgischen Miocän etc.

Naticopsis M' Coy (*Neritomopsis* Waagen), vom Devon bis zum Kohlenkalk und zur alpinen Trias. Bemerkenswerth ist die Apophyse des Operculums, die hier ganz besonders deutlich hervortritt. Koken will wenigstens vier phyletische Reihen unterscheiden. Zittel giebt folgende Subgenera:

Naticodea Ryckholt. Carbon, Trias von St. Cassian.
Trachydomia Meek und Worth. Kohlenkalk, Keuper von Esino.
? *Tychonia* Kon. Kohlenkalk.

Fig. 188.



Naticopsis ampliata Phill. *b* und *c* das Operculum.
Nach Fischer und Zittel.

Koken trennt die Formen in zwei Familien, Naticopsiden und Neritopsiden. Zur ersteren gehört aus der alpinen Trias *Naticopsis* McCoy, *Marmolatella* Kittl, *Fedaiella* Kittl und *Hologyra* Koken, zur zweiten *Neritopsis* Grat.

Fig. 189.

Platychilina tuberosa Böhm
Nach Böhm.

Böhm gliedert die Formen des Marmolatakalkes in:

a. Neritidae, mit resorbirten inneren Wänden:
Neritaria Koken.
Trachynerita Kittl.
Cryptonerita Kittl.
Fossariopsis Laube.
Platychilina Koken.

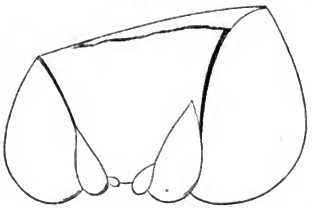
b. Neritopsidae (+ Naticopsidae), mit nicht resorbirten inneren Wänden:
Neritopsis Gratel.
Fedaiella Kittl.
Hologyra Koken.
Vernelia Böhm.
Pachyomphalus Böhm.
Naticella Münst.
Turbonitella de Kon.
Marmolatella Kittl.
Dicosmos Canavari.

Digitized by Google

Fam. Macluritidae (LVII 19, 20).

Maclurites s. *Maclurea*. Die uralten Formen aus dem Cambrium und Untersilur von Nordamerika und Schottland will Fischer auf Grund der derben Deckelapophyse hier unterbringen. Schwierigkeiten macht indess der zweite, kleinere Zapfen, doch findet auch der wohl seine Parallele bei lebenden Neriten. Man kann bemerken, dass das Operculum durch eine mittlere Linie gescheitelt ist, ähnlich dem Deckel der *Dolium*-Larve. Die flach aufgerollte, aus wenig Umgängen rasch anwachsende Schale ist scheinbar linksgewunden, wie *Planorbis*. Man hat schon an Lamellibranchien, *Requienia*, denken wollen, doch fehlt das Schlossband. Die Schale ist fast immer mit einem Zoophyten besetzt, meist auf der convexen, bisweilen auf beiden Seiten.

Fig. 190.



Querschnitt durch *Maclurea* (*Maclurites*) *logani* Eichw. Nach Koken.

V. Die ptenoglossen Raubschnecken.

Die Ptenoglossen nehme ich hier unter einem veränderten Gesichtspunkt wieder auf, trotz dem heterogenen Charakter der Componenten.

a. Die Solariiden (LVII 28—32).

Solarium steht unter den recenten Formen so isolirt, wie unter den fossilen. Es tritt bereits im Palaeozoicum auf, wobei die Begrenzung gegen die Pleurotomariiden Schwierigkeiten genug macht. Morphologisch wurde es von Troschel mit *Scalaria* und *Janthina* zu der heterogenen Gruppe der Ptenoglossen zusammengeschweisst. Nachher hat man es, wegen der gar zu abweichenden Merkmale der Schale und des langen Rüssels, wieder herausgenommen und ihm der Schale nach eine Stellung unter den Tänioglossen angewiesen, wo es dann auch vollkommen vereinzelt sich herumtreibt. Wo gehört es hin? Aufschluss geben hier die Pulmonaten, speciell die Testacelliden.*) Auf Grund der Ernährung lässt sich zeigen, dass so ungefähr von jeder Stylommatophorengruppe eine Form zum Raubthier geworden ist. Die Thiere waren eben zuerst keine Phytophagen, sondern Pilz- und Moderfresser. Von da aber ist der Schritt zur Carnivorie leicht genug. Er lässt sich durch das ganze Thierreich verfolgen. Ich stehe daher nicht an, *Solarium* für die älteste Testacellide zu erklären. Die Radula macht die geringsten Schwierigkeiten, denn die gleichmässigen, schmalen Zähne haben im Grunde mehr An-

*) Simroth, Ueber die Raublungenschnecken. Naturw. Wochenschr. XVII. 1901.

Digitized by Google

recht, an die Wurzel gestellt zu werden, als das bereits stark differenzirte Rhipidoglossengebiss, das noch dazu in der Bezahnung von *Ostracolethe* einen vortrefflichen terrestrischen Vorläufer hat, wobei deren längsgefurchte Raspel die grösste Aehnlichkeit mit der von *Pleurotomaria* aufweist.

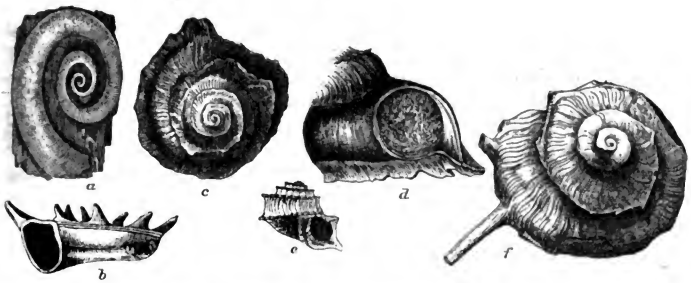
In diesem Sinne kann man die alten Euomphaliden mit den lebenden Solarien zusammenstellen. Die ältesten zeigen noch alle Uebergänge zu *Pleurotomaria*, bez. Ausschnitt der Mündung und Schlitzband. Bei *Straparollus* sind beide verschwunden, nicht einmal ein Kiel ist mehr vorhanden; die Schale ist glatt, der Querschnitt der Umgänge rund. Die Uebergänge zeigen indess den Zusammenhang. Koken weist jedoch auf einen Umstand hin, der die modernen Solarien von den paläozoischen scharf trennen soll, wie er überhaupt die Gruppe am ausführlichsten discutirt. Die lebenden haben einen heterostrophen Apex, die alten eine fortlaufende, gleichmässige Spira. Daher sollen jene viel eher zu Pyramidelliden und anderen Formen mit Heterostylie abschwenken. Dieser Einwand, der mir bei der Beurtheilung der Familie noch das meiste Gewicht zu haben scheint, ist durch jüngste Untersuchungen in eine wesentlich andere Beleuchtung gerückt. Die Heterostrophie hat nicht, wenigstens nicht in allen Fällen, die hohe systematische Bedeutung, die ihr von den auf die Schale allein angewiesenen Paläontologen zugeschrieben wird. Sie erscheint als eine Folge veränderter Lebensweise im jugendlichen Zustande, nämlich dann, wenn die Larve eine längere pelagische Schwärmzeit durchmacht (s. o.). Wir wissen, wie die Mündung, bei *Sinusigera* z. B., durch die grossen Velarzipfel verändert wird, wir haben zu vermuthen, dass häufig die Schale sich infolge des Schwimmens aus statischen Gründen verkürzt, wenn wir auch leider noch oft über die specifische Zusammengehörigkeit zwischen eupelagischen Larven und benthonischen erwachsenen im Unklaren sind. Seitdem wir aber die Thatsache kennen, dass dieselbe rhachiglosse Schnecke mit normalem und mit abweichendem Apex vorkommt, dass also dieselbe fertige Form auf verschiedenem Wege durch Pökilogonie (Giard) erreicht werden kann, hat die Heterostrophie an Bedeutung beträchtlich eingebüsst. Für die Solariiden aber scheint die Sache so zu liegen. Beim ersten Untertauchen während der ersten äquatorialen Phase gingen die Larven der vermuthlich erst vor kurzer Zeit dem Lande entstammten Solariiden noch nicht auf das hohe Meer hinaus, sondern blieben am Strande. Erst bei der zweiten entsprechenden Phase wurde auch dieser biologische Schritt gemacht, weshalb die recenten Formen heterostroph sind.

Nach diesen allgemeinen aufklärenden Erörterungen sehe ich keinen Grund, von der Zusammenstellung der Lehrbücher (Zittel und Fischer) wesentlich abzuweichen, wenn ich hinzufüge, dass Fischer die *Straparollus*-Gruppe näher an die Pleurotomariiden angliedert. Es ist eben unmöglich, die Grenzen zu ziehen, weshalb es auch wenig Belang hat, dass Zittel die *Raphistoma*-Gruppe hier heranholt.

Digitized by Google

Straparollus Montf. (*Helicites* Schloth., *Cirrus* etc., *Euomphalus* Sow. et autt. 1814), conisch bis scheibenförmig. Der weite Nabel zeigt alle Umgänge. Diese drehrund oder kantig, meist glatt, bisweilen mit Längsrippen und Stacheln. Aussenlippe scharf, meist mit Einbuchtungen. Von manchen sind kalkige Deckel bekannt. Nicht selten im Innern der Schale durch Septen zerlegt, in den Anfangswindungen. Subgenera sind etwa:

Fig. 191.



Solariiden. *a Phanerotinus* (*Eccyliomphalus*) *serpula* Kon. *b Straparollus calcar* d'Orb. *c, d Euomphalopterus alatus* Wahl. *e Schizogonium scalare* Münst. *f Coelocentrus heros* Koken. Nach Tryon und Koken.

a. *Platyschisma* McCoy (*Pleurotomaria* p. p. Phil.), dünne, glatte, fein quergestreifte, niedergedrückte Schalen mit grosser Mündung; Aussenlippe mit breiter Einbuchtung, doch ohne Schlitzband. Innenlippe nicht verdickt. Devon und Carbon, vielleicht auch Silur und Dyas.

b. *Straparollus* s. str., von ähnlicher Form, mit rundlicher Mündung, diese nur schwach eingebuchtet. Schale aber dick, conisch bis scheibenförmig. Silur bis Trias.

c. *Euomphalus* Sow., meist abgeplattet, mit ganz weitem Nabel. Bisweilen so flach, dass die Spira eingedrückt erscheint. Mit einer oder zwei Kanten, wovon die obere den Eindruck eines Schlitzbandes macht. Silur bis Kohlenkalk, im letzteren das Maximum. de Koninck nennt die Formen mit einer Kante *Euomphalus,* die mit zweien *Schizostoma* Bronn.

d. *Omphalotrochus* Meek, mit ziemlich hohem Gewinde. Silur bis Carbon.

e. *Straparollina* Bill, 1 Species im Cambrium.

f. *Coelocentrus* Zittel, mit einer oder zwei Reihen von Knoten oder hohlen Stacheln. Devon bis Trias.

g. *Euomphalopterus* Roemer, Aussenrand des letzten Umganges mit scharfkantigem, verbreitertem Saum. Oberes Silur.

Schizogonium ist eine Solariide, deren doppelte Längskante das Peristom in zwei scharfen Winkeln heraustreibt. Oberdevon bis Trias.

Digitized by Google

Discohelix Dunker, flach scheibenförmig. Oben und unten mit scharfer Kante. Von der Trias an durchgehend. Die Untergattung *Platystoma* mit scharf abwärts gebogenem Mündungsende, woran die Aussenlippe flügelartig ausgeschlagen ist. Die Grenzen sind hier bei den paläozoischen Formen wieder schwer zu ziehen, indem ein Schlitz oder Schlitzband Schalenähnlichkeit mit Pleurotomariiden erzeugt. Koken stellt manche von den Formen zu *Raphistoma* (s. o.). Eine der auffallendsten ist.

Phanerotinus (s. *Eccyliomphalus*), mit völlig abgelösten Windungen, erinnert, wenn überhaupt an etwas Recentes, an den kleinen terrestrischen *Cyclosurus*.

Stomalaxis Desh. (*Bifrontia*), Eocän von Frankreich.

Solarium, von der Trias an reich entwickelt. Die älteren Formen aus Trias, Jura und Kreide sind nicht scharf von *Straparollus* geschieden; sie zeigen in der Gestalt der Spira und der Verzierung der Umgänge die Eigenschaften von *Solarium*, ohne jedoch den gekerbten Nabel der jüngeren dieser Formen zu besitzen. Diese haben sich also in der letzten polaren Schwankung entwickelt, ohne jedoch in die kälteren Gegenden einzutreten. Es ist genau die Parallele zu *Euomphalus*, der unter ganz gleichen Bedingungen ein Maximum erreicht. Das Diluvium hat *Solarium* in die tropischen Meere gedrängt, aber noch mit nördlicher Ausbuchtung im Mittelmeer, so den Zusammenhang mit Centraleuropa wahrend.

Am besten zeigt sich dieses Verhältniss bei

Torinia, fossil im französischen Tertiär, jetzt nach dem West- und Ostpol auseinandergewichen: Antillen und Pacific.

Aus alpiner Trias kommen noch zwei auf vereinzelte Arten gegründete Gattungen:

Viviana Koken, an kleine Solarien erinnernd, und

Acrosolarium Koken, kegelförmig.

b. Die anderen Testacelliden s. Ptenoglossen.

Es ist selbstverständlich, dass die beiden Familien, die man jetzt noch zumeist als Ptenoglossen zusammenlässt, ebenso zu trennen sind und höchstens in demselben Verhältniss zueinander stehen, wie die verschiedenen zu den Stylommatophoren gerechneten Testacelliden. Vielleicht hält sie noch ein Band locker zusammen, das sind die beiden schlauchförmigen Drüsen, die nicht in den Pharynx, sondern auf der Schnauzenspitze münden, die aber trotzdem zumeist als überzählige Speicheldrüsen figuriren. Ich will nur darauf hinweisen, dass ich entsprechende Drüsen auch bei der ältesten terrestrischen Testacellidengruppe fand, bei den zu den Soleoliferen gehörigen *Atopos*. Hier erreichen sie ihre höchste Differenzirung. Das Band, das somit diese verschiedenen, scheinbar so heterogenen Formen umschliesst, ist gleichwohl nicht allzu fest, denn

Digitized by Google

ähnliche Drüsen kommen ja auch sonst noch vereinzelt bei Vorderkiemern, namentlich Rhachiglossen, vor.

Fam. Scalariidae s. Scalidae (LVIII 1).

So nahe es an und für sich liegt, dass testacellidenartige Thiere bereits sehr früh auftreten, so stösst doch schon bei den kleinen Formen unter den recenten die Systematik auf Schwierigkeiten, noch mehr bei den paläozoischen. Schlank kegelförmige Schnecken giebt es genug, und wo nicht die Mündung erhalten ist, kreisrund und mit rings zusammenhängender Lippe, ist die Zugehörigkeit zu den Scalarien schwer zu erweisen. Daher lauten denn die Angaben der Handbücher ziemlich verschieden.

Callonema Hall, aus dem Silur, von Fischer in *Elasmonema* umgetauft, wird von ihm hierher gestellt, während es Zittel bei den Turbiniden aufzählt.

Holopella, aus dem Silur, kann ebenso zu Pseudomelanien gerechnet werden.

Aclis, s. Pyramidelliden.

Scoliostoma, aus dem Devon, sowie

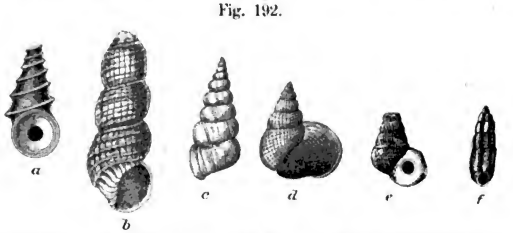
Cochlearia, aus der oberen Trias, stellt Fischer zu den Delphinuliden (s. o.).

Exelissa, aus dem Jura, hat er zu den Cerithien gestellt.

Funis Seeley, cretaceisch, wird durch die Beschaffenheit der Mündung, oval mit schwachem Ausguss, zweifelhaft.

Scalaria selbst tritt in der Trias auf, wird im Jura etwas häufiger und hat im Tertiär etwa so viele Arten als in der Gegenwart. Die Verbreitung über alle Meere erlaubt auch kaum einen Schluss auf die Herkunft, die Untergattung *Acrilla* ist indisch, *Acirsa* boreal. Nahe stehen:

Fig. 192.



Scalariiden. *a Cochlearia carinata* Bronn. *b Scalaria (Funis) elongata* Seeley. *c Holopella piligera. d Scoliostoma megalostoma* Sandb. *e Scoliostoma expansilabrum* Sandb. *f Exelissa strangulata* d'Arch. Nach Tryon und Koken.

Crosseia, genabelt, Japan.

Eglisia, undurchbohrt, Europa, Antillen, Westafrika, Indic, Japan.

Am besten lässt sich noch der Reichthum unserer jüngeren Schichten und die Verbreitung von *Eglisia* mit der Verlegung des Schöpfungs-

Digitized by Google

centrums nach Europa erklären. Sonst genügen unsere Kenntnisse kaum, um über das erste zeitliche und örtliche Auftreten bestimmte Aussagen zu machen.

Für die paläozoischen Formen mag noch darauf hingewiesen werden, dass Mündungsverhältnisse, wie von *Cochlearia* und *Scoliostoma*, weit mehr an terrestrische Neurobranchen gemahnen, als an marine Formen.

Fam. Janthinidae.

Die zarten Schalen von *Janthina* und *Recluzia* eignen sich wenig zur Fossilisation; *Janthina* wurde in italienischem Pliocän gefunden, allerdings unter dem Schwingungskreis. So wenig Werth auf den vereinzelten Fund zu legen wäre, er fügt sich der Theorie immerhin glatt ein.

VI. Die Gymnoglossen.

In den fossilen Gymnoglossen der Autoren ist vermuthlich vielerlei Heterogenes zusammengeschweisst, so dass ein bestimmtes Urtheil schwer zu gewinnen ist. Am besten scheint da noch die Biologie zu helfen. Ob die Heterostrophie auf nachträgliche Anpassung der Larven an eupelagische Lebensweise zurückgeht, lässt sich leider noch nicht entscheiden. Immerhin wird man jetzt mehr als früher geneigt sein, sie als secundäre Erwerbung zu betrachten. In dieser Hinsicht steht der Auffassung nichts im Wege, welche auch Schalen ohne diese Abweichung der Gehäusespitze hierher zieht und eine normale, schlank kegelförmige Schale als ihre ursprüngliche Gestalt ansieht. Fischer weist darauf hin, dass die Heterostrophie bei Pulmonaten und Tectibranchien häufiger ist, also gewissermassen auf das Land zurückdeutet. Für das sicherste Argument halte ich den Parasitismus an Echinodermen, und zwar auch an Crinoiden (*Stylina* an *Comatula* nach v. Graff u. a.). Das weist auf einen uralten Zusammenhang hin, bis ins Palaeozoicum zurück. Und ich darf wenigstens erwähnen, dass sich mir der Ursprung der Echinodermen aus den Myzostomiden unter einem ähnlichen Gesichtspunkte zu ergeben schien.*) Fischer trennt die zum Theil parasitischen Eulimiden von den Pyramidelliden ab. Zittel fasst alle unter letzterem Namen zusammen. Auf jeden Fall aber wird man mit Fischer die Chemnitzien als besondere Familie abtrennen müssen (s. Pseudomelaniiden). Koken will die Loxonematiden in die Nähe der Pyramidelliden bringen.

Fam. Pyramidellidae.

Eulima, jetzt in tropischen und gemässigten Meeren verbreitet, taucht in unserer Trias auf und geht von da an durch, häufiger im Tertiär. Manche recente Gruppen sind weithin versprengt: *Amaurella* Japan, *Scalenostoma* Isle de Bourbon, *Subeulima* Neucaledonien.

Stylifer, jetzt als Echinodermenschmarotzer mit typischer Verbreitung. Ostpol: Philippinen, Pacific; Westpol: Antillen; Mittelmeer.

*) Simroth, Ueber den Ursprung der Echinodermen. Verhandlgn. d. d. zool. Ges. 1904.

Eulimella (*Aciculina*), vom Eocän an bei uns, jetzt auf Europa und Japan vertheilt.

Eulimopsis, Pliocän von Sizilien.

Niso, aus unserer Kreide, aus dem Eocän von Paris bekannt, jetzt typisch, China, Philippinen, Westamerika. Fischer stellt hierher das wunderliche kleine

Hoplopteron mit flügelförmiger Ausladung der Aussenlippe, die sich auf den letzten Umgängen rechts und links wiederholt, von früheren Wachsthumspausen herrührend, aus der chinesischen See.

Fig. 193.

Pyramidelliden. *a Eulima subulata* Don. Pliocän. *b Eulima polita* L. Miocän. *c, d Niso eburnea* Risso. Pliocän. *e Pyramidella* (*Obeliscus*) *plicosa* Bronn. Miocän. *f Odostomia plicata* Mont. Oligocän. *g Turbonilla rufa* Phil. Crag. Nach Zittel.

Palaeoniso, *Climacina*, manche zu *Trochus* und *Turritella* gestellten Formen mit der glatten Schale von *Eulima* gehen auf Trias und Lias zurück.

Pyramidella, bei uns cretaceisch und tertiär, jetzt auf die Tropen beschränkt, und zwar nach Süden und Osten ausgewichen: Westafrika, Philippinen, Molukken, Südseeinseln, Australien, Indic. Die Untergattungen zeigen meist das geographische Gesetz noch schärfer:

Syrnola, östlich: China. Japan, Rothes Meer: westlich: Antillen.

Otopleura, Ostpol: Indic bis Südsee.

Chrysallida, östlich: Japan: westlich: Antillen. Westküste Amerikas.

Actaeopyramis, Mittelmeer: östlich: Philippinen. Australien: westlich: Antillen.

Odostomia, jetzt weit verbreitet, reich im Tertiär, u. a. 25 Species im Pariser Eocän.

Murchisoniella Moerch, im Pariser Eocän, jetzt an den Antillen.

Turbonilla, jetzt weit verbreitet, in unserem Tertiär.

Streptacis Meek, mit planorbisartig aufgerolltem Apex, wird von Zittel hierhergestellt. Das wäre wohl die erste paläozoische Form, „coal-measures" von Illinois.

Ebenso unsicher wird der Nachweis für das Auftreten im Palaeozoicum für

Digitized by Google

Aclis Lovén (*Actaeonema* Conrad), recent und pliocän. Aus dem Kohlenkalk von Illinois *A. robusta* Stevens. Hierzu ist aber noch besonders zu bemerken, dass Fischer die Gattung *Aclis* zu den Scalariiden zieht. Bei allen diesen kleineren schlanken Formen scheint eben die strengere Rechnung um so schwerer, je weiter rückwärts wir gehen.

VII. Die Tänioglossen.

Vor der Paläontologie hält die Beschaffenheit der Weichtheile nur insofern stand, als sie aus der Schale erschlossen werden kann. Diese muss also dem Nervensystem voranstehen.

1. Holostome Tänioglossen.

Vermuthlich ist der Begriff der Holostomen, wie er von der landläufigen Systematik auf das continuirliche Peristom gegründet und weitergeführt wird, cum grano salis zu nehmen. Ich weise nur darauf hin, dass man allgemein die terrestrischen Formen, so wenig davon erhalten ist, unter diese Gruppe einbezieht, trotzdem viele von ihnen die Lippe durch Rinnen fortsetzen oder unterbrechen, um auch bei geschlossenem Operculum die Athmung weiterzuführen. Ich möchte ausdrücklich betonen, dass ich mich dieser Vergewaltigung der Thatsachen nur aus Utilitätsrücksichten anschliesse.

Die Reihenfolge, in der die Familien aufgezählt werden, ist ziemlich gleichgültig, da es unmöglich erscheint, einen einheitlichen Stammbaum herauszurechnen. Dem Alter nach folgen am besten zuerst die Naticiden, während andererseits die turmförmigen Gestalten noch am geeignetsten erscheinen würden, an die zuletzt behandelten anzuknüpfen.

Fam. Naticidae (+ Naricidae und Lamellariidae. LVIII 2—7).

Es scheint schwierig genug, wenn man das fossile Material dazunimmt, die Naticiden enger zu umgrenzen. Ueber das Propodium wissen wir nichts. Die Lamellariiden hat man öfters an *Velutina* angeschlossen, die man zu den Naticiden stellt. Unter diesen figurirt bei Zittel eine Anzahl von Formen, die Fischer bei den Nariciden unterbringt. Das Einfachste ist wohl, den Formenkreis provisorisch zu vereinigen. Nicht unwichtig erscheint es mir, auf das Operculum von *Sigaretus* zu verweisen, das mit einer Apophyse an das der Neritinen und in letzter Instanz an das Clausilium der Clausilien erinnert und damit den terrestrischen Ursprung klar andeutet. Vielleicht liegt hier ein Hinweis auf die Verwandtschaft mit den Neritiden, weshalb auch Zittel *Naticopsis* zu den Naticiden zieht, während sie Fischer zu jenen Rhipidoglossen verweist (s. o.).

Natica, recent weit verbreitet, fossil in Jura, Kreide und Tertiär, im Pariser Eocän besonders reich entfaltet, darunter das nur von dort bekannte Subgenus *Cepatia* (*Velainia*).

Ampullina, im Eocän und Miocän, zumal von Frankreich. Die Untergattung *Cernina* mit einer einzigen Art an den Philippinen stellt

Digitized by Google

den recenten, nach dem Ostpol verdrängten Rest dar. Sie hat einen hornigen Deckel, weshalb anzunehmen ist, dass die fossilen Ampullinen, bei denen man ihn stets vermisst, einen gleichen hatten.

Amaura lebt recent in kalten Meeren, arctisch und antarctisch. In die Tribus *Amauropsis* hat man einige fossile europäische Formen gestellt, für welche Fischer den Namen *Pseudamaura* vorschlägt. Sie unterscheiden sich nur durch die stärkere, höhere und mit Längsrippen versehene Schale. Das ist aber bezeichnend genug; sie wurden schwächer bei polarer Schwankung, die sie in kälteres Wasser brachte. Die dünnere Schale machte sie weniger versteinerungsfähig, die nördlichere Lage hat aus dieser Zeit wenig hinterlassen.

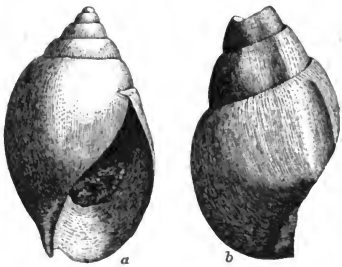
Deshayesia, in der Jugend mit offenem Nabel, der nachher durch eine Schwiele verdeckt wird. Sie bildet eine scharfe Lippe, die, zum Unterschied von *Ampullina*, gezähnt ist. Eocän und Miocän, wie der Name sagt, vorwiegend in Frankreich.

Sigaretus, jetzt auf Ost- und Westpol vertheilt (Antillen, Westamerika; Rothes Meer, Australien, Chinasee), fossil in unseren Kreide- und Tertiärschichten. Wenn Fischer zwei Gattungen aus Rücksicht auf die Schalenform hierher bezieht, so entspricht die Verbreitung genau der

Fig. 194.

Operculum von *Sigaretus laevigatus* Soul. Nach Fischer.

Fig. 195.



Tylostoma ponderosum Zitt. Tithon. Nach Zittel.

Trennung von Europa, wobei allerdings die Schichten besser als jünger anzusehen sind (s. u.). Die Genera sind:

Amplostoma Stoliczka, aus indischer,
Lysis Gabb, aus californischer Kreide.

Als ältere, etwas zweifelhafte Formen werden betrachtet:

Ptychostoma Laube, unsere Trias,
Gyrodes Conrad, amerikanische Kreide,
Tychonia Koninck, schon durch das carbonische Alter auffallend,
Tylostoma Sharpe, oberer Jura und Kreide.

Die Naticiden würden sich etwa zusammensetzen aus:

Digitized by Google

Narica s. *Vanicoro*, jetzt hauptsächlich im Ostpolgebiet: Indic bis Pacific, aber auch im Westen an den Antillen, bei uns in Jura und Kreide. *Vanicoropsis* gründet sich auf unvollkommene Fragmente aus amerikanischer Kreide.

Natiria s. *Naticella* weicht verschiedentlich in den Schalencharakteren ab. Mit kräftigen Querrippen in weiteren Abständen. Mündung bisweilen etwas abgelöst. Devon, Carbon bis Trias.

Die Lamellariiden haben wenig fossile Reste hinterlassen. *Velutina* hat einige jungtertiäre Arten, im Crag, nach Stoliczka auch in Kreide und Trias. Zittel will selbst *Catinella depressa* aus den *Bellerophon*-Schichten hierher ziehen. *Platyostoma* aus Silur, Devon und Carbon wird gleichfalls her gestellt. Ob man die minimale *Leptonotis* aus dem Eocän von Alabama zu *Velutina* ziehen darf, bleibt fraglich. Eine *Marsenia* im Crag. Ich habe früher schon (s. o. Entwickelungsgeschichte) auf die reichen Schicksale der Familie aufmerksam gemacht. Das Gros lebt im Ostpolgebiet, doch fehlt es nicht an arctischen Gattungen. Bezeichnend ist die weit umgebildete larvale Schwimmform *Echinospira*. Ich kann jetzt hinzufügen nach den Sammlungen der deutschen Tiefseeexpedition, dass *Calcarella*, die noch asymmetrische Larve, nicht bloss am Ostpol lebt, sondern namentlich südlich vom Cap der Guten Hoffnung. Wir finden daher die ganze Entwickelungsreihe unter dem Schwingungskreis, am weitesten südlich *Calcarella*, im Warmwassergebiet die symmetrische *Echinospira*, im Norden die Formen, welche ihre kürzere Entwickelung in der Eikapsel durchlaufen. Von besonderem Interesse ist die

Kerunia Meyer-Eymar, ein Petrefact aus ägyptischem Tertiär, das durchaus einer symmetrischen *Echinospira* oder *Calcarella* gleicht, allerdings unter etwa zehnfacher Vergrösserung einer solchen Larve. Meyer-Eymar betrachtet sie als eine abweichende Cephalopodenform, ohne dafür nähere Gründe angeben zu können. Mir schien die einzige, aber auch intime Anknüpfung der seltsamen Form bei den Lamellarienlarven zu liegen*), so zwar, dass eine derartige Larve als solche unter dem Schwingungskreis wieder benthonisch geworden und weiter herangewachsen wäre, um dann bei polarer Schwingung und entsprechender Abkühlung ebensoschnell wieder zu verschwinden. Bei den nahen Beziehungen zwischen Gastropoden und Cephalopoden, wie ich sie oben abzuleiten versuchte, lässt sich freilich kaum ausmachen, ob *Kerunia* mehr Schnecke oder Tintenschnecke war.

Man wird das Gros dieser ganzen Gruppe aus dem mittleren Mesozoicum abzuleiten haben, in dem wohl die meisten aus terrestrischen Neritiden durch Untertauchen hervorgingen. Noch ältere Formen, die ins Paläozoicum zurückreichen, lassen höchstens ähnliche Beziehungen zu den Rhipidoglossen vermuthen.

*) Simroth, Ueber das natürliche System der Erde. Verhandlgn. d. d. zool. Ges. 1902.

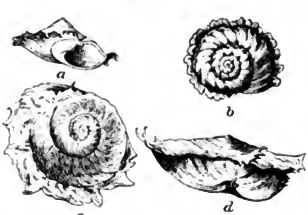
Digitized by Google

Agglutinirende Formen.

Der Fähigkeit, die Schale fest mit Fremdkörpern zu verbinden, hat man verschiedenen Werth beigelegt. Ob man engere systematische Beziehungen daraus herleiten kann, bleibt zweifelhaft. Immerhin ergeben sich, von einem höheren Gesichtspunkte aus betrachtet, merkwürdige und tiefgreifende Schlüsse.

Wahrscheinlich reicht das Vermögen bis in die erste Entstehung der Mollusken überhaupt zurück. Die erste Schale des terrestrischen Plattwurms war der Rückenschleim, der bei Trockniss zu einer schützenden Decke erstarrte. Kein Wunder, dass das Secret leicht mit fremden Partikeln verklebte. Seine Verschiedenheit wird Abstufungen in der Häufigkeit der Vorkommnisse bedingt haben. Doch ist es nicht allzu wahrscheinlich, dass solche Differenzen scharf nach Gruppen vertheilt waren, wie denn manche Amalien z. B. einen klarflüssigen, andere einen zähen, firnissartigen Schleim absondern. Bei Pulmonaten kommt die Fähigkeit vor. *Buliminus obscurus* überzieht seine Schale meist mit Erdklümpchen, trotzdem er sich an Baumstämmen aufhält, ein Argument gegen zufällige Beschmutzung. Ganz ähnlich verhält sich aber *Helicina agglutinans* auf den Philippinen; und da ist es merkwürdig genug, dass sich unter den Achatinellen in der Tribus *Amastra**) genau die gleiche Schalenform findet, die doch unter der üblichen länglichen Gestalt der artenreichen Gruppe ausserordentlich auffällt. Sie umschliesst jetzt beinahe die höchsten und die flachsten Stylommatophoren. Die geographischen Beziehungen legen den Gedanken nahe, die Uebereinstimmung der niedrigen Formen auf systematische Verwandtschaft zu deuten. Die Sandwichinseln bilden den Rest eines alten Festlandes, mindestens einer Landbrücke im Pacific unter dem Schwingungskreis. Nur so erklärt sich wohl der vom Darwinismus so oft verwerthete Formenreichthum auf dem engen Gebiet. Anatomisch stehen die Thiere zwischen amerikanischen und asiatischen Verwandten mitten inne**). Ihre Radula lässt sich leicht auf ein einfaches Rhipidoglossengebiss zurückführen durch gruppenweise Verschmelzung von Marginalzähnen, so gut wie die der Clausilien. Das giebt einen alten Zusammenhang, der, worauf mir es hier ankam, auf

Fig. 196.



a, b Helicina agglutinans Sow. Philippinen.
c, d Amastra rex Sykes, eine Achatinellide von den Sandwichinseln.
Nach Tryon und Sykes.

*) E. R. Sykes, On a new species of Amastra from the Hawaiian Islands. Ann. of nat. hist. (7) XIV. 1904.

**) H. A. Pilsbry, On the zoological position of Partula and Achatinella. Proc. acad. nat. sc. Philadelphia 1900 (1901). S. 561—567.

Digitized by Google

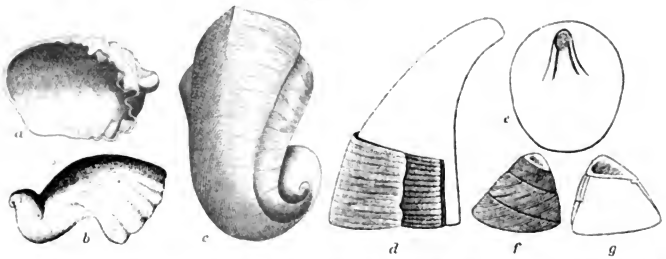
gemeinsamen terrestrischen Ursprung der verschiedenen Gastropodengruppen hindeutet.

Das Agglutiniren dürfte sich nun bei einer Reihe von Vorderkiemern nach dem Untertauchen unter das Meer erhalten und zu verschiedener Ausnutzung geführt haben. Die eine, das Festleimen der Schale an der Unterlage, ist nur im Meere möglich, weil das Land keine sessilen Thiere kennt; sie ist den Capuliden, besonders *Crepidula* und *Hipponyx*, und den Vermetiden eigen; die andere vollzieht sich wie auf dem Lande, wird aber viel weiter getrieben bei *Xenophorus*, der, der Gewichtsverminderung im Wasser entsprechend, grosse Fremdkörper an den Umfang seiner Schale anheftet und sie dadurch vor dem Einsinken im Schlick bewahrt, wobei deren Aehnlichkeit mit jener *Helicina agglutinans* und *Amastra rex* in die Augen springt. Es ist gleichzeitig die Form von *Astralium*, die nicht zu agglutiniren scheint; dagegen wird die Erscheinung von paläozoischen *Straparollus* u. a. gemeldet. Ein anderer agglutinirender Vorderkiemer ist *Scaliola* (s. u. Rissoidae).

Fam. Capuliden und Hipponychiden (LVIII 8–16).

Die Capuliden gehen bis in die tiefsten Fossilschichten zurück. Dabei ist es bemerkenswerth, dass wir in *Platyceras* wohl den ältesten Schmarotzer vor uns haben. Er lebte an Crinoiden, so gut wie recente Verwandte, *Thyca* etc., an Asterien u. a. Dieser gleichmässig durchgehende conservative Zug dürfte es gewesen sein, der die Capuliden so

Fig. 197.



Capuliden. *a Capulus* (*Brocchia*) *sinuosus* Bronn. *b Platyceras* (*Orthonychia*) *spirale* Hall. *c Diaphorostoma niagarence* Hall. *d Pollicina crassitesta* Koken. *e* dieselbe von oben. *f Clisospira ingrica* Koken. *g* Längsschnitt derselben. *a* tertiär, die übrigen paläozoisch. Nach Tryon, Fischer, Koken.

sessil gemacht hat, wie die Patellen. Alterthümlichste Landschnecken suchten und fanden beim Untertauchen in der Brandung Schutz bei ihren nächsten Verwandten, die sich bereits sesshaft gemacht hatten, d. h. bei den Echinodermen, wobei ich freilich betr. des Zusammenhangs zwischen Turbellarien, Gastrotrichen und Mollusken einerseits, Gastrotrichen, Myzostomiden und Echinodermen andererseits auf die citirte Arbeit verweisen

Digitized by Google

muss, in der die zweite Hälfte dieser Beziehungen behandelt wurde. Es kommt neben dem Schutzbedürfniss und der durch die Wasserbewegung erzwungenen Sesshaftigkeit noch der chemotactische Reiz hinzu. Wenn dabei die eigentlichen Capuliden s. str. nicht zu agglutiniren scheinen, so kommt das doch wohl bei *Crepidula* und *Calyptraea* vor und steigert sich bei *Hipponyx*, der mit dem Operculum festwächst.

Calyptraea im weiteren Sinne lässt nur ganz allgemeine Gesetzmässigkeit erkennen. Jetzt kosmopolitisch, findet sie sich in der Kreide und im mitteleuropäischen Tertiär. Schärfer wird sie bei näherer Begrenzung. Dann ist

Calyptraea s. str. nur recent.

Trochita recent und tertiär in Westindien und Amerika.

Galerus (*Galeropsis*) recent und fossil von der unteren Kreide.

Crepidula von der Kreide an, im europäischen Tertiär häufig, jetzt im Mittelmeer, und von dort nach Süden, Südosten und Südwesten ausstrahlend: Afrika; Indic, Australien; Amerika.

Crucibulum, jetzt östlich und westlich: Indic, China; Antillen, Amerika, fossil in nordamerikanischem Tertiär; dass diese Fundstätte nicht die ursprünglichste ist, zeigt das Subgenus

Bicatillus, jetzt im Indic, fossil in französischem Miocän.

Hipponyx, recent besonders in Westindien, fossil in der oberen Kreide und französischem Eocän. Den Zusammenhang zeigt noch besser die nächstverwandte Gattung

Mitrularia, die, nur recent bekannt, nach Ost und West vertheilt ist: Ceylon, China, Philippinen; Antillen.

Capulus, jetzt mediterran und westindisch, fossil vom Silur an; dazu als Subgenera:

Capulacmaea, boreal, fossil in italienischem Pliocän,

Thyca, recent im Ostpolgebiet,

Amathina, recent im Indic.

Metoptoma, aus dem Carbon. Die patellenähnliche Schale hat den Muskeleindruck von *Capulus*. (Vergl. auch o. Docoglossen.)

Paläozoische Formen sind ferner:

Platyceras, meist auf Crinoiden, mit unregelmässigem, nach der Unterlage modellirtem Peristom.

Orthonychia, *Igoceras*, *Exogyroceras*.

Dass ich's keineswegs für ausgeschlossen halte, die Orthonychien seien direct mit den paläozoischen, durch eine exogastrische Schale ausgezeichneten Docoglossen verwandt, habe ich oben ausgesprochen. Wir hätten dann in diesen gestreckt konischen Gestalten verschiedene wichtige Anknüpfungspunkte zu suchen, nämlich zu den Orthoceratiten einerseits und zu den einfachsten Pteropoden, *Creseis acicula*, andererseits. Denn diese Art nimmt Schiemenz neuerdings zum Ausgangspunkt für alle übrigen Flossenfüsser (Pteropoden der Plankton-Expedition).

Digitized by Google

Diaphorostoma mit *Strophostylus*, den Zittel allerdings an *Velutina* anschliesst. Als ganz unsicher gilt die miocäne *Spiricella*, die auch auf eine *Umbrella* bezogen werden könnte, und *Berthelinia* Crosse, nach Fischer die Klappe einer Muschel.

Pollicina Koken gründet sich auf paläozoische Vorkommnisse; die gebogen kugelige, hornförmige Schale wurde schon zu *Cyrtolites* gestellt.

Clisospira Bill., niedrig kegelförmige, linksgewundene Schalen aus dem Paläozoicum, zieht Koken zu den Calyptraiden, die er scharf von den Capuliden trennen will.

Fam. Xenophoridae (LVIII 17).

Xenophora wird bald mit *Onustus* identificirt, bald getrennt gehalten: recent in tiefem Wasser, d. h. auf Schlickgrund (s. o.), tropisch und mediterran, deutlich vom Mittelmeer ausstrahlend: Indic, Pacific, China, Japan, Westafrika, Antillen, fossil vom Devon an continuirlich; die älteste Form stammt aus dem Devon von Boulogne-sur-mer und agglutinirt Cidaridenstacheln. Die geologische Verbreitung steht also mit der geographischen in vollstem Einklang.

Fischer discutirt *Autodetus* aus baltischem und *Clisospira* (s. o.) aus canadischem Silur, findet aber keine bestimmte Handhabe, die Thiere von Wurmröhren zu unterscheiden.

Fam. Vermetidae (LVIII 18).

Die fossilen Formen lassen sich häufig genug von *Serpula* nicht scharf trennen, weshalb viele Unklarheiten bleiben. Fragt man sich, woher die Unregelmässigkeit des Gewindes und die Verlängerung ihren Ursprung genommen haben mögen, so liegt es wohl am nächsten, an *Tenagodes* zu denken. Der Aufenthalt im Canalsystem von Schwämmen mag ähnlich gewirkt haben, wie das Festklemmen von *Magilus* zwischen Korallen. Dann findet man aber gleich verschiedene Anhaltspunkte; die Schale ist nicht durch Septen gekammert. Dazu hat sie einen Schlitz, der auch in eine Reihe von Löchern aufgelöst sein kann. Beides kann atavistisch gedeutet werden, und es liegen schwerlich Gründe vor, die gegen eine directe Ableitung von alten Rhipidoglossen sprechen. Wenn die Schlussfolgerung richtig ist, dann würden die freilebenden Formen, die unter *Vermetus* zusammengefasst werden, von der Fähigkeit des Agglutinirens erst secundär Gebrauch gemacht haben.

Vermetus, vom Kohlenkalk bis zur Gegenwart, in warmen und gemässigten Meeren, zwei Arten im Mittelmeer. Die Unterschiede des Deckels, auf denen die Subgenera zum Theil basiren, kommen bei seiner hornigen Beschaffenheit für die fossilen Formen weniger in Betracht. Die Unsicherheit in deren Deutung zeigt sich auch darin, dass Fischer die Gattung gar nicht bis in das Palaeozoicum zurückdatirt. Die Untergattung *Burtinella* lässt letzterer nur bis ins Tertiär gelten. Zittel bis in den Jura. *Strephopoma* soll von der Gegenwart vielleicht bis in die Kreide, *Vermiculus* bis zum Miocän, ja bis zur Trias zurück-

Digitized by Google

gehen, *Spiroglyphus*, im Umriss planorbisartig, bis ins Carbon, *Vermetus* s. str. bis in die Trias, *Bivonia* bis ins Pliocän, *Tylacodes* bis in ältere Tertiärschichten, *Tubulostium* Stol. bis in die Kreide; *Laxispira*, die *Tryon* unter die Trochiden setzt, geht bis in die Kreide.

Tenagodes (*Siliquaria*), jetzt mediterran, westafrikanisch, pacifisch, geht bis in die Kreide. Formen aus mitteleuropäischem Tertiär gehören dazu.

Fam. Turritellidae (LVIII 19—24).

Die Turritellen als gut geschlossene Gruppe, bald genabelt mit hohler, bald mit solider Spindel, machen bloss hie und da Schwierigkeiten, insofern als z. B. *Mathilda* nur bei vollständiger Erhaltung am heterostrophen Apex kenntlich ist. Sie treten ein mit dem Mesozoicum, also in der Trias werden aber erst in der Kreide häufig. Zittel hält die Arten aus Trias und Jura für theilweise unsicher; so könnte *Lithotrochus* Conrad aus andesinem Jura in Chile noch zu den Pleurotomarien, bez. zu *Murchisonia* gehören, was mit dem Aussterben dieser paläozoischen Form in unserem Quadranten nicht weiter in Widerspruch stände. Andere beruhen vielleicht auf Verwechslung mit der Pseudomelaniide *Loxonema*.

Turritella mit ca. 100 recenten Arten kosmopolitisch, mit 400 fossilen Arten von der Trias an; als Untergattungen etwa:

Acrotia Stoliczka, aus Jura und Kreide Indiens.

Lithotrochus Conrad, aus chilenischem Lias (s. o.).

Mesalia, fossil in französischem Eocän, jetzt an der westafrikanischen Küste.

Turritellopsis, recent boreal.

Mathilda, wenn auch noch in secundäre Schichten zurückreichend, wird häufig in unserem Tertiär, von wo sie jetzt zum Theil weit nach West und Ost verschlagen ist: Europäische Meere, Magellanstrasse, Australien, China. Da der Apex heterostroph ist, trennt Koken *Mathildia* und *Promathildia* von den Turritellen ab und gliedert sie als besondere Familie Mathildae an die Pyramidelliden unter den Gymnoglossen an. Auf die Heterostrophie würde weniger Werth zu legen sein, als auf die Untersuchung der Radula an recentem Material.

Glauconia Giebel, oft weniger hoch, kegel- bis turmförmig, die Mündung bisweilen mit einem Ausschnitt, vielleicht zum Theil zu den Pseudomelanien gehörig, worauf wohl ihre Verbreitung hinweist; sie beschränkt sich auf unsere Kreide und deutet durch Auftreten im Brackwasser ihre Beziehung zu tropischen Süsswasserformen an.

Colpospira ist ein von Miss Donald neuerdings aufgestellter Name für eine Anzahl Turritelliden von Australien, Tasmanien und Neuseeland (LVIII, 20), die von besonderem Interesse sind. Sie leben in Tiefen zwischen 60 und 250 m und zeigen grosse Aehnlichkeit mit *Murchisonia*, denn die Aussenlippe des Peristoms hat einen tiefen Sinus, und die Spindel ist zu einem beginnenden Ausguss verlängert. So klingen

Digitized by Google

sie an Murchisonien an ohne typisches Schlitzband (*Ectomaria* Koken, *Pseudomurchisonia* Koken, *Hypergonia* Don. u. a.). Die geographische Lage zeigt, dass es sich um Formen handelt, die sich weit von ihrem Schöpfungsherd zurückgezogen haben, so dass es sich möglicherweise wirklich um Murchisonienreste handelt.

Fam. Pseudomelaniiden (LVIII 25—30).

Zittel u. a. gliedern die nur als fossil bekannten Chemnitzien an die Pyramidelliden an (s. o.), Fischer erhebt sie, wohl mit Recht, zu einer besonderen Familie. Gegen die erstere Gruppirung spricht die stets mangelnde Heterostrophie. Von den Melanien scheidet sie u. a. die bunte, oft noch in den Farben erhaltene Oberfläche, während jene immer ein dickes, conchinöses Periostracum haben. Dieser Unterschied ist nur scheinbar. Die Pseudomelanien lebten im Meere, die Melanien sind fluviatil. Es ist aber im hohen Masse bemerkenswerth, dass auch die Melanien unter dem Periostracum ein ebenso buntes Ostracum zeigen. Die Pigmente der Gastropoden haben eben in erster Linie nichts mit äusseren Anpassungen zu thun, sondern hängen nur mit der inneren Oekonomie zusammen. Und da ist es sehr bemerkenswerth, dass man selbst im Mesenterium unserer ostalpinen Formen die bunten Farbstoffe findet, lebhaft grün u. a.

Fig. 198.

Chemnitzia (*Pseudomelania*) *Heddingtonensis* Sow. Mit farbigen Zicklinien. Nach Steinmann und Doederlein.

Eine andere Gruppe, die Zittel hier noch anfügt, wird von Fischer wieder als besondere Familie „Subulitidae" (s. u.) abgetrennt, obwohl unter diese älteren Formen in üblicher Confusion wahrscheinlich auch Chemnitzien geraten sind.

Koken unterscheidet zwei Familien mit entsprechenden Gattungen:

Loxonematidae: *Loxonema*, *Macrochilus*, *Zygopleura*, *Hypsipleura*, *Coronaria*, *Undularia*, *Anoptychia*, *Heterocosmia*, *Pustularia*, *Katosira*, *Allopleura*, *Angularia*, *Ptychostoma*, und

Chemnitziidae: *Chemnitzia* (*Pseudomelania*), *Microschiza*, *Rhabdoconcha*, *Euchrysalis* (s. u.).

Der Mangel schärferer Unterscheidungsmerkmale macht offenbar eine genaue Gliederung dieser gestreckten Formen höchst unsicher, ihr Reichthum aber in der alpinen Trias erfordert immer neue Gattungsnamen: *Toxonema* Böhm, *Eustylus* Koken, *Coelostylina* Kittl, *Acrocosmia* Koken, *Omphaloptycha* v. Ammon, *Glyptochrysalis* Koken, *Coelochrysalis* Koken, *Rama* Böhm.

Pseudomelania Pictet s. *Chemnitzia* d'Orb., ziemlich grosse, turmförmige, ungenabelte Schalen mit glatter Innenlippe und scharfer, etwas gebogener Aussenlippe, sehr verbreitet in Trias, Jura und Kreide Mittel- und Südeuropas, seltener im Tertiär. Gemellaro unterscheidet verschiedene

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LIV.

Tiefseevorderkiemer. Fossile Prosobranchen. Docoglossa und Sinuata (Prorhipidoglossa).

Digitized by Google

Fig.

1—7. Tiefseeprosobranchen.

1. *Coralliophila Deburghiae* Reeve, jung, vergr.
2. *Scalaria formosissima* Jeffreys, vergr.
3 und 3a. *Liotia briareus* Dall, 2 : 1.
4. *Calliostoma* (*Eutrochus*) *cinctellum* Dall, vergr.
5. *Pleurotoma* (*Ancytrosyrinx*) *elegans* Dall, vergr.
6. *Pleurotoma Monterosatoi* Locard, vergr.
7. *Typhis* (*Trubatsa*) *longicornis* Dall, vergr.
8, 9. *Docoglossa.*
Tryblidium reticulatum Lindstr. Baltisches Obersilur.

10—18. Prorhipidoglossa.

10, 11. *Bellerophon striatus* O. F. Devon von Paffrath.
12, 13. *Isospira bucanioides* Koken. Backsteinkalk, natürl. Gr.
14. *Temnodiscus pharetra* Lindstr. Obersilur von Gothland.
15, 16. *Porcellia Puzosi* Lev. Belgisches Carbon.
17, 18. *Cyrtolites Kokeni* Perner und Böhm. Silur.

Fig. 1—6 nach Dall. Fig 7 nach Locard. Fig. 10, 11, 15, 16 nach Bronn. Fig. 8, 9, 12—14 nach Koken. Fig. 17, 18 nach Perner.

Digitized by Google

Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt Leipzig

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LV.

Fossile Prosobranchen. Sinuata: Pleurotomariidae.

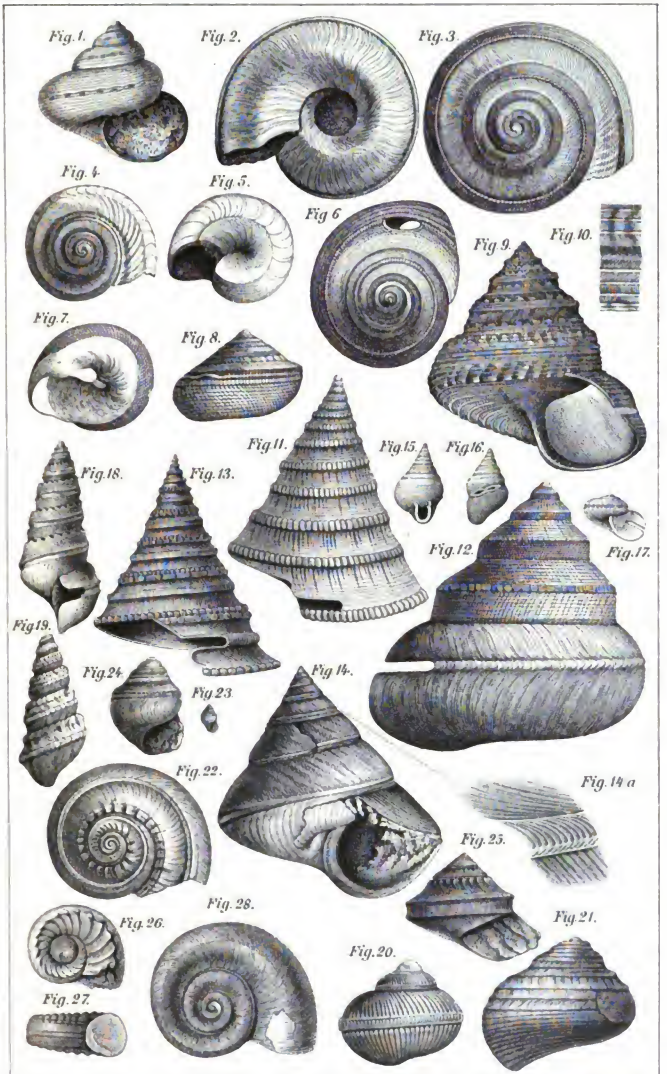
Digitized by Google

Fig.

1. *Polytremaria catenata* Kon. Belgisches Carbon.
2, 3. *Leptomaria macromphalus* Zitt. Tithon. Mähren.
4, 5. *Cryptaenia polita* Goldfuss. Unterer Lias. Württemberg.
6. *Trochotoma bicarinatum* Desl. Lias.
7, 8. *Ditremaria granulifera* Zitt. Oberer Tithon. Stramberg.
9. *Pleurotomaria anglica* Sow. Unterer Lias. Frankreich. 1 : 2
10. Ein Stück des Schlitzbandes mit den Lunulae.
11. *Pleurotomaria conoidea* Desl. Unterer Oolith. Normandie.
12. *Pl. subscalaris* Desl. Unterer Oolith. Frankreich.
13. *Pl. bitorquata* Desl. Mittlerer Lias. Frankreich.
14. *Pl. elliptica* His. Untersilur.
14a. Das vergrösserte Schlitzband.
15, 16. *Catantostoma triasica* Zitt. Keuper. St. Cassian. Tirol.
17. *Scissurella crispata* Fleming. England. 4 : 1.
18. *Murchisonia intermedia* Verneuil. Palaeozoicum. Europa.
19. *Murch. bilineata* d'Arch. u. Vern. Rheinisches Devon.
20. *Euzone caelata* Koken. Trias. Hallstadt.
21. *Sisenna turbinata* Hoernes. Trias. Hallstadt.
22. *Sisenna Daphne* Dittmar. Trias. Hallstadt.
23. *Rufilla induta* Dittmar. Trias. Hallstadt.
24. Dieselbe, vergr.
25. *Worthenia eremita* Koken. Trias. Hallstadt 3 : 1.
26, 27. *Kokeniella abnormis* Hoernes. Trias. Hallstadt.
28. *Kokeniella euomphalus* Koken. Trias. Hallstadt.

Fig. 1 nach de Koninck. Fig. 2—5, 7, 8, 12, 13, 15, 16, 19 nach Zittel. Fig. 6, 14, 20—28 nach Koken. Fig. 9, 10 nach Steinmann-Doederlein. Fig. 11 nach Bronn. Fig. 17 nach Fischer. Fig. 18 nach Tryon.

Digitized by Google



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LVI.

Fossile Prosobranchen. Sinuata: Pleurotomariidae. Fissurellidae. Stomatiidae. Turbinidae. Cyclostrematidae.

Digitized by Google

Fig.

1—5. Pleurotomariidae.
1. *Sagana juvavica* Koken. Trias. Hallstadt.
2. Dieselbe, vergr.
3—5. *Enantiostoma sinistrorsum* Hoernes. Trias. Hallstadt.
6—8. Rhaphistomidae.
6—7. *Eccyliopterus replicatus* Lindstr. Baltisches Untersilur.
8. Kiel mit Schlitzband von demselben.
9—13. Fissurellidae.
9. *Fissurella* (*Lucapina*) *italica* Defr. Miocän. Wien.
10, 11. *Emarginula Münsteri* Pictet. Ob. Trias. St. Cassian.
12. Dieselbe, vergr.
13. *Rimula Goldfussi* Roemer. Weisser Jura. Deutschland.
14—18. Stomatiidae.
14. *Stomatia acutangula* Koken. Trias. Hallstadt.
15. 16. Dieselbe, vergr.
17. *Gena gracillima* Koken. Trias. Hallstadt.
18. Dieselbe, vergr.
19—31. Turbinidae.
19. *Turbo* (*Ninella*) *Parkinsoni* Bast. Oligocän. Bordeaux.
20. *Turbo* (*Collonia*) *modestus* Fuchs. Oligocän. Monte Grumi bei Castel Gomberto.
21. *Cyclonema* (*Pleurotomaria*) *bilix* Conr. Untersilur. Cincinnati.
22, 23. *Trochonema Mojsvari* Koken. Trias. Hallstadt.
24. *Hyperacanthus superbus* Hoernes. Trias. Hallstadt.
25. *Amberleya* (*Eucyclus*) *goniata* Desl. Lias-Callovien.
26. *Eucyclus ornatus* Sow. Brauner Jura.
27. *Eunema rupestre* Eichw. Untersilur.
28. *Bolma* (*Turbo*) *rugosa* L. Pliocän. Toscana.
29, 30. *Cirrus nodosus* Sow. Brauner Jura. England.
31. *Horiostoma globosum* Schlotheim. Silur. Gothland.
32—35. Cyclostrematidae.
32. *Solariella aspera* Koken. Trias. Hallstadt.
33. Dieselbe, verg.
34. *Pycnomphalus curyomphalus* Koken. Trias. Hallstadt.
35. *Craspedostoma elegantulum* Lindstr. Silur. Gothland. 2 : 1.

Fig. 1—8, 13—18, 22—24, 26, 27, 29, 32—34 nach Koken. Fig. 9—12, 19—21, 28, 30 nach Zittel. Fig. 25, 31, 35 nach Fischer.

Digitized by Google

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LVII.

Fossile Prosobranchen. Trochidae. Macluritidae. Neritidae, Naticopsidae. Solariidae.

Digitized by Google

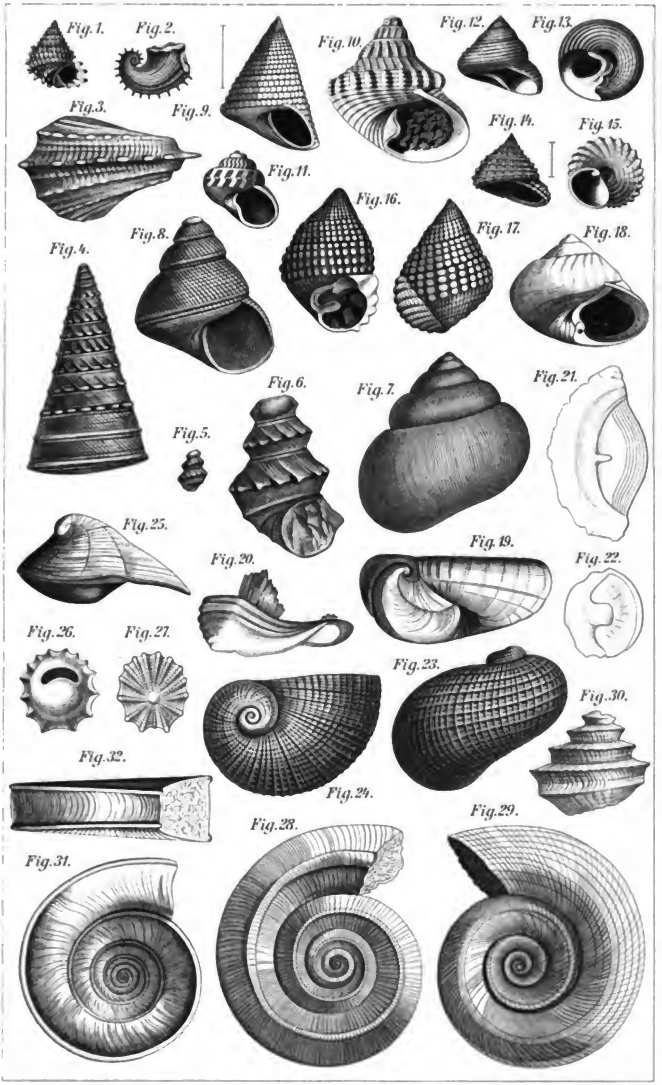
Fig.

1—18. Trochidae.

1. *Delphinula segregata* Héb. Desl. Callovien. Frankreich.
2. *Tubina horrida* Koken. Trias. Hallstadt.
3. Dieselbe, vergr.
4. *Trochus* (*Tectus*) *lima* Koken. Trias. Hallstadt. 2 : 1.
5. *Turcicula tuberculata* Koken. Trias. Hallstadt.
6. Dieselbe, vergr.
7. *Flacilla striatula* Koken. Trias. Hallstadt.
8. *Tylotrochus Koninckı* Hoernes. Trias. Hallstadt.
9. *Trochus* (*Zizyphinus*) *aequalis* Buv. Coralrag. Meuse.
10. *Trochus* (*Turcica*) *tritorquatus* Ryckholt. Tourtia Belgien.
11. *Trochus* (*Gibbula*) *pictus* Eichw. Miocän. Wien. 2 : 3.
12, 13. *Trochus* (*Oxystele*) *patulus* Brocchi. Miocän. Wien.
14, 15. *Clanculus* (*Monodonta*) *nodosus* Mstr. Trias. St Cassian.
16, 17. *Trochus* (*Craspedotus*) *clathratus* Étall. Coralrag. Ain.
18. *Trochus* (*Osilinus*) *Brocchii* Mayer. Pliocän. Toscana.
19, 20. Macluritidae.
19. *Maclurites Logani* Salter. Untersilur. Canada.
20. *Operculum* desselben.
21—27. Neritidae und Naticopsidae.
21, 22. Deckel paläozoischer Naticopsisarten.
23, 24. *Neritopsis compressa var. transversa* Koken. Trias. Hallstadt.
25. *Nerita* (*Velates*) *Schmideliana* Chem. Eocän. Frankreich.
26, 27. *Pileolus plicatus* Sow. Bathonien. Langrune, Calvados. 2 : 1.
28—32. Solariidae.
28, 29. *Euomphalus catillus* Sow. Carbon. Irland.
30. *Acrosolarium superbum* Koken. Trias. Hallstadt.
31, 32. *Discohelix orbis* Reuss. Lias. Ober-Österreich.

Fig. 1, 9—18, 25—29, 31, 32 nach Zittel. Fig. 2—8, 23, 24, 30 nach Koken. Fig. 19—22 nach Fischer.

Digitized by Google



Lith Anst Julius Klinkhardt, Leipzig.

Digitized by Google

Subgenera: *Chemnitzia* s. str., *Rhabdoconcha*, *Pseudomelania*, *Oonia*, *Microschiza*, letztere mit feiner Nabelspalte.

Loxonema, der vorigen nahestehend, mit gewölbten, gerippten Umgängen und geschweiftem Peristom, ist vielleicht der Vorläufer der Pseudomelanien in älteren Schichten, vom Silur bis zur Trias, namentlich häufig im Kohlenkalk.

Orthonema, mit gekielten Umgängen aus nordamerikanischem Devon und Culm, vielleicht eine Turritellide nach Fischer.

Bourguetia, im Habitus *Phasianella* ähnlich, im Jura.

Macrochilus unterscheidet sich von *Loxonema* besonders durch das kürzere Gewinde, die Schale ist nicht turm-, sondern eiförmig. Devon bis Trias, im Kohlenkalk am häufigsten. Möglicherweise hat A. Adams recht, wenn er die kleine *Amaura japonica* hierherzieht, als letzten östlichen Rest der bei uns längst erloschenen Gruppe.

Fraglich gehören hierher:

Soleniscus, aus amerikanischem Carbon, macrocheilusähnlich, doch durch seine Spindelform u. a. unterschieden, von manchen zu den Fasciolarien gestellt;

Strobeus de Kon., kleine Schalen aus belgischem Carbon;

Rigauxia Cossm., in manchen Arten an *Nerinaea* anklingend, brauner Jura;

Climacina Gem., bulimidenartig, Lias von Sicilien u. a. m.

Fam. Subulitidae.

Fischer gliedert hier die paläozoischen, zum Theil sehr stattlichen Subulitiden von den Pseudomelanien ab; längliche, zum Theil recht grosse Schalen mit etwas verschiedener, meist ausgezogener Mündung, was Fischer zu der Vermuthung veranlasst, sie möchten in die Nähe der Strombiden gehören, eine ganz unsichere Sache.

Subulites Conr., Silur bis Kohlenkalk.

Strobeus de Kon., belgisches Carbon (s. o).

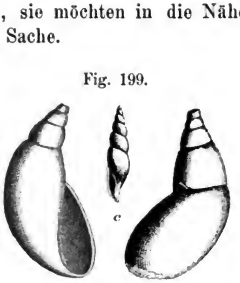
Euchrysalis Laube, kleine, schlanke Schalen aus der Trias von St. Cassian. Nach Koken vom Silur an. Die cretaceischen sind systematisch zu trennen.

Fusispira, Untersilur.

Fam. Caecidae.

Die minimalen Schälchen von *Caecum* mit ihrem Anfangsgewinde, das sich nachher auflöst, wie bei *Vermetus*, dessen Anfang mehrere bucklige Septen enthält, an denen die Spitze gelegentlich decollirt wird, treten in unserem Tertiär auf. Die Verbreitung zeigt deutlich europäischen Ursprung. Jetzt leben die Thiere, die den kälteren Meeren fehlen, bei Europa und sonst im Osten: China, und Westen: Antillen, Panama,

Fig. 199.



a, *b Subulites ventricosa* Hall. Paläoz. *c Euchrysalis fusiformis* Mstr. Trias. Nach Fischer und Zittel.

Digitized by Google

Brasilien, in den Tropen oft in grosser Tiefe. Nähere Beziehungen zeigen wieder die Subgenera:

Meioceras, recent, Antillen.

Streptoceras, im französischen Eocän, lebend wieder gefunden im Pacific an den Hawais.

Watsonia, Australien.

Parastrophia, zwar nur recent, hat offenbar dieselbe, aber als jüngere Form etwas beschränktere Verschiebung durchgemacht, denn sie lebt im Golf von Biscaya und in der Chinasee. Die fossilen sind am häufigsten im toscanischen Pliocän und englischen Crag.

Sollte man *Orygoceras* Brus. aus dalmatinischem Miocän hierhersetzen? Fischer denkt wegen des extramarinen Vorkommens an Beziehungen zu Valvaten (s. diese) oder Hydrobien. Aber deutet nicht das Decolliren von *Caecum* auf terrestrischen Ursprung?

Fam. Homalogyridae, Skeneidae, Jeffreysiidae, Seguenziidae, Adeorbidae, Choristidae.

Eine Anzahl kleiner Formen, zweifellos von sehr verschiedenem Werth, systematisch kaum zusammengehörig, mit der Vergangenheit nur lose durch spärliche fossile Urkunden verknüpft, mögen hier zusammenstehen, so wenig, im Grunde genommen, vorläufig mit ihnen zu machen ist. Eine Reihe von paläontologischen und geographischen Thatsachen scheint auch für diese Minutien den Herd nach Europa zu verlegen.

Homalogyra, mit der abweichenden Radula (s. o.), nur recent in europäischen Meeren.

Skenea, mit normalem Tänioglossengebiss, recent boreal.

Jeffreysia, zwar auch nur recent, deutet doch durch ihre Verbreitung auf höheres Alter, Europa, Japan. Dazu vielleicht das Subgenus *Tatea*, das freilich einen kalkigen Deckel mit submarginalem Fortsatz hat, von Neuseeland, und eben daher *Dardania* mit dem Operculum von *Jeffreysia* (s. o.).

Adeorbis, mit der Federkieme, recent von Europa, von den Antillen und vom Ostpolgebiet: Japan, Philippinen, Südsee, dazu

Stenotis, lebend von Japan,

Megalomphalus, aus dem Mittelmeer, von *Fossarus* durch den hornigen, spiraligen Deckel unterschieden, und vielleicht

Trachysma, lebend an der norwegischen Küste, fossil im sicilianischen Tertiär, dazu

Pseudorbis, recent im Mittelmeer.

Seguenzia, möglicherweise eine sinusigeraartige Jugendform, abyssisch im nördlichen Atlantic, fossil im Pliocän von Sicilien.

Choristes, wovon ein Dutzend Thiere in der leeren Schale eines Rocheneies an Neuengland gefunden wurden, fossil in der Nachbarschaft, im Postpliocän von Canada.

Die übrigen Familien der holostomen Tänioglossen haben alle mehr oder weniger ausgeprägte Beziehungen zum Lande, Formen des Strandes,

Digitized by Google

amphibiotisch, aber mit activer Energie während der Ebbe, Formen des treibenden Sargassums, Formen des Süsswassers und echte Bewohner des Landes. Leider sind gerade hier die Acten der Geologie äusserst lückenhaft, und es ist nicht daran zu denken, jetzt schon die fossilen Landdeckelschnecken in ähnlicher Weise zu gliedern, wie wir es im vorigen Abschnitte bei den lebenden thun konnten. Mit einer gewissen Bestimmtheit kann man aber folgern, dass bei manchen Gruppen sich die biologischen Anforderungen mit grosser Zähigkeit erhielten, wie das bestimmte Feuchtigkeitsbedürfniss der Littorinen, das sie an den Strand bannt, und derartige Wahrscheinlichkeitsschlüsse sind geeignet, das Zutrauen in die aus der geologischen Verbreitung gezogenen Consequenzen zu erhöhen, trotz aller Unbestimmtheit in anderen Familien, Hydrobien, Rissoiden u. a., die sich schon an dem lebenden Material unangenehm fühlbar macht.

Fig. 200.

Choristes elegans Carp. Nach Fischer.

Fam. Fossaridae.

Wiewohl wir von der Lebensweise kaum Näheres wissen, dürfen wir vielleicht die kleinen marinen Schalen hier mit anbringen, da sie von Paläontologen mit den Littorinen vereinigt werden.

Fossarus, recent im Mittelmeer, Golf von Biscaya, Westafrika, Antillen, Pacific, also typisch von Europa ausstrahlend, in einer Untergattung auch neogen.

Phasionema, recent, mediterran und im Pliocän von Toscana.
Couthonia, Conradia, Gottoina, recent japanisch.
Isapis, lebend an den Antillen.
Tuba, Eocän von Nordamerika.

Roulinia, in unserem unteren Miocän, von Tenison Woods an Australien lebend wieder aufgefunden.

Fam. Littorinidae, Litiopidae (LIX 1—3).

Palāozoische Formen scheinen besser abgetrennt und an die Turbiniden angereiht zu werden. Hier ist kaum ein sicheres Urtheil möglich. Beispiele:

Holopea Hall, Silur, *Rhabdopleura* de Kon., Carbon.

Littorina tritt in der Kreide und im Pariser Eocän auf, nachher fossil spärlicher.

Lacuna, im Tertiär von Europa und Nordamerika.

Lacunella, Eocän von Paris.

Spironema, Kreide von Nebraska.

Purpurina, aus dem Jura, bald hierher, bald zu *Trichotropis* gestellt.

Litiope, im Pariser Eocän. Fischer scheint das Vorkommen im Crag nicht anzuerkennen, auch würde dessen kühlerer Charakter kaum passen.

Digitized by Google

Fam. Rissoidae (LIX 4—6).

Rissoa s. *Rissoia*, jetzt in allen Meeren, fossil in unserem Tertiär. Die zahlreichen Tribus zeigen einige nähere Beziehungen.

Alvania, jetzt weit verbreitet, dazu die miocäne *Stossichia* Brus. u. a.

Scaliola A. Adams, unregelmässig agglutinirend, in unserem Tertiär. jetzt nach Osten verschoben: Rothes Meer, Neucaledonien, Japan.

Rissoina, in unserem Tertiär, zum Theil noch in das Mesozoicum zurückreichend, jetzt typisch: Mittelmeer; Westen: Antillen, Osten: Pacific.

Pterostoma, 1 Art im französischen Eocän.

Keilostoma s. *Paryphostoma*, Kreide, Eocän, Oligocän; *Diastoma* und *Mesostoma*, Eocän. Diese Gruppe hat lebende Vertreter im Osten, *Fenella* und *Patilla* in Japan, *Iravadia* im Brackwasser Ostindiens.

Fam. Assimineidae und Hydrobiidae (LIX 7—13).

Hier erhalten wir den schärferen Uebergang zum Süsswasser. Die Abgrenzung der Gattungen macht freilich oft Schwierigkeiten.

Hydrobia tritt im Tertiär auf; dazu wohl die gekielte *Sellia* aus dem Pariser Eocän. Nach Sandberger wäre *H. praecursor* die älteste Art aus dem braunen Jura Englands.

Micropyrgus, vom Habitus einer *Odostomia*, aus den Laramieschichten Nordamerikas.

Pomataclis Sandberger, eine oligocäne Art.

Pyrgula, recent in Dalmatien und Oberitalien, in limnischen und brackischen Ablagerungen im oberen Tertiär von Südosteuropa bis Griechenland. Dazu *Micromelania* Brus. aus den Congerienschichten. ebenso *Pyrgidium*.

Staja Brus., eine minimale Form im oberen Tertiär von Dalmatien.

Goniochilus Sandberger, ähnlich.

Vrazia Brus., *Robicia* Brus., *Prososthenia* Neumayr ebendaher.

Emmericia Brus., *Coelacanthia* Brus. desgl.

Lartetia Bourg., Quarternär von Paris.

Lithoglyphus, recent und im oberen Miocän in Süsswasserablagerungen.

Bythinia, auch schon tertiär; der recenten *Gabbia* von Oberägypten und Australien scheint die fossile *Neumayria* Stef. von Siebenbürgen nahe zu stehen, ein interessanter Zusammenhang für Süsswasserformen, wenn er genügend verbürgt wäre.

Fossarulus Neum., Miocän von Dalmatien. Dazu die eocäne *Stalioia* Brus.

Stenothyra, recent im tropischen Asien, fossil in unserem Eocän. Dahin gehört wohl auch die miocäne *Nematurella* Sandb.

Briartia Munier Chalmas, unteres Eocän von Mons, schliesst sich wohl durch die verengerte Mündung an die vorigen an.

Nystia Tournouer, aus französischem Eocän, vom Habitus der Truncatellen.

Digitized by Google

Fam. Paludinidae, Valvatidae, Ampullariiden (LIX 14).

Die typischen Süsswasserfamilien, zunächst ohne Anknüpfung im Meere, haben deutlich alterthümliche Merkmale: *Paludina* die pedalen Markstränge, *Valvata* die Kieme und den Hermaphroditismus. Die Vorläufer können wohl nur auf dem Lande gesucht werden. Die Beziehungen zwischen der geographischen und geologischen Verbreitung von *Paludina* sind bereits erörtert worden (s. o.). Genauer so:

Paludina taucht an der Grenze zwischen Jura und Kreide auf im Wealden, möglicherweise gehören, nach Sandberger, die ältesten zu den jetzt in Nordamerika lebenden, in der Radula abweichenden *Lioplax;* dann weiter in Kreide, Eocän und Oligocän. Nordamerika soll schon auf der Grenze zwischen Kreide und Eocän eine *Tulotoma*-Art haben, während die Section bei uns erst im oberen Miocän von Slavonien gefunden worden ist. Die grösste Variabilität herrscht dann in den slavonischen Paludinenschichten, wo sie Neumayr auf Uebergänge zwischen Süss- und Brackwasser zurückführen will. In Bezug auf die Altersbeziehungen zwischen europäischen und nordamerikanischen Schichten siehe unten. Es kann wohl kaum einen Fall geben unter den fluviatilen Gastropoden, der so genau mit der Pendulationstheorie übereinstimmt, wie die recente und geologische Verbreitung der Sectionen von *Paludina,* speciell von *Tulotoma.* Und da die Uebergänge der Formen bei uns in Europa liegen, da ferner die an dieser Gattung gewonnenen Resultate durch alle übrigen gestützt werden, so ist wohl weit eher zu schliessen, dass jene amerikanischen Schichten jünger sind als die entsprechenden Paludinenschichten Europas, und nicht umgekehrt, nach üblicher Rechnung der Geologie. Die Paludinen sind sicherlich bei uns entstanden und umgeformt, die Formen sind von uns aus nach West und Ost und auch nach Süd verschoben worden. Die recente ägyptische *Cleopatra* wird von Oppenheim aus der provençalischen Kreide angegeben.

Valvata taucht ebenfalls bei uns auf, eine zweifelhafte Art im Lias, zwei typische aus dem obersten Jura (Purbeck). Häufiger werden sie im Eocän und Neogen. Während die echten Valvaten auf die Nordhemisphäre beschränkt sind (s. o.), so bietet das Subgenus

Lyogyrus Gill. (*Heterocyclus* Crosse), annähernd turmförmig, mit abgelöstem letzten Umgang, wieder ein Beispiel starker Verschiebung nach West und Ost; fossil im Pariser Becken, lebend in Nordamerika und Neucaledonien.

Orygoceras Brus., aus dalmatinischem Pliocän, könnte sich wohl hier anschliessen, wenn man sich den abgelösten Theil gegenüber der Spira ungeheuerlich verlängert denkt (s. o.).

Ampullaria ist nach der Schale so wenig von manchen Naticiden, *Ampullina* u. a. zu unterscheiden, dass die Angaben über fossiles Vorkommen ganz zweifelhaft werden. Nach Sandberger würde die einzige sichere Form sich in den obersten limnischen Kreidebildungen von Rognac bei Marseille finden, wieder unter dem Schwingungskreis.

Digitized by Google

Fam. Melaniidae und Pleuroceridae (LIX 15—20).

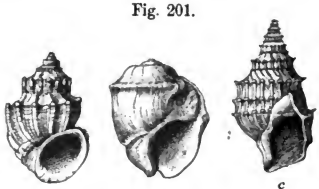
Die Pleuroceriden oder Strepomatiden sind jetzt die einzigen Vertreter der grossen Familie im südöstlichen Nordamerika, auf das sie beschränkt sind, und wo sie sich nach Ch. Adams in den Flüssen allmählich weiter nach Norden ausdehnen, was mit der äquatorialen Phase dieser Gegenden in Einklang sein würde. Paläontologisch ist für sie höchst bezeichnend, dass sie im Wealden von Südengland und Hannover ungemein häufig sind, als ältestes Auftreten der ganzen Gruppe, typisch unter dem Schwingungskreis. Die einzelnen Gruppen sind dann in Amerika in Kreide und Tertiär entwickelt. Auch unter den eigentlichen Melaniiden tritt das Gesetz klar hervor. Sie sondern sich bei uns nach dem Wealden von den Pleuroceriden ab und gehen durch Kreide und Tertiär durch, doch ohne häufig zu sein, wohl bei dem Vorwiegen mariner Bildungen. Die Vielgestaltigkeit der Formen, die sich nicht immer nach den Sectionen vertheilt, sondern sich in einzelnen Gruppen wiederholt, macht die Gliederung der fossilen Formen nicht immer leicht und einwandfrei.

Von den vielen Subgenera der Gattung *Melania* sind eine ganze Reihe fossil bekannt: *Melanoidea*, *Melanella*, *Amphimelania*, *Melania* s. s., *Striatella*, *Tiara* u. a. *Pachychilus* im Tertiär von Nordamerika, Eocän und Laramieschichten.

Hemisinus, jetzt an den Antillen und in Centralamerika, fossil in südamerikanischem Tertiär.

Faunus tritt auf im Pariser Eocän und ist jetzt als Brackwasserform nach dem Ostpol verschoben: Ceylon, Philippinen; das Subgenus *Melanatria* mit gleichem fossilen Vorkommen nach Süden: Madagascar.

Fig. 201.



a *b* *c*

a *Paludomus Pichleri* Hoernes var. *spinosa* Sandb. Gosaukreide. *b* *Melanopsis Vindobonensis* Fuchs. Congerien-Schichten. *c* *Melanopsis* (*Canthidomus*) *acanthica* Neumayr. Oberes Miocän. Ungarn. Wien. Dalmatien. Nach Zittel.

Melanopsis, jetzt in Europa und im fernen Südosten, war zunächst auch nach Westen ausgewichen, denn sie findet sich im Tertiär von Europa und Amerika. Die Untergattung *Melanoptychia* tertiär in Bosnien, also in der Nachbarschaft der recenten Nordgrenze, *Coptostylus* im französischen Eocän.

Paludomus, fossil in der Kreide und im unteren Eocän von Europa, jetzt am Ostpol: Ceylon, Sumatra.

Hantkenia und *Stomatopsis*, im unteren Eocän von Istrien und Dalmatien.

Digitized by Google

Die Familie der tänioglossen Landdeckelschnecken.

Geradezu kümmerlich sind die Spuren der in der Gegenwart überaus reichen Landdeckelschnecken, so dass gerade hier, an der wichtigsten Stelle, die Sehnsucht am wenigsten befriedigt wird. Zittel begnügt sich, alles Bekannte unter der Familie der Cyclostomatiden zusammenzufassen. Wesentlich ist, dass alle Aufzeichnungen aus Mitteleuropa (im weiteren Sinne) stammen.

Pomatias, Tertiär und Diluvium.

Cardiostoma Sandb., Eocän von Pugnello.

Craspedopoma, Tertiär, bez. Eocän.

Cyclophorus, oberste Kreide, Untereocän.

Leptopoma, *Cyclotus* und *Megalomastoma*, oberste Kreide, Eocän und Miocän.

Cataulus, obere Kreide von Rognac.

Callia, als fossiler Vertreter von *Pupina* im Oligocän von Bembridge.

Strophostoma Desh., Tertiär, bez. französisches Miocän.

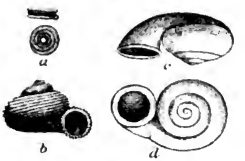
Cyclostoma, Kreide, Tertiär und Diluvium. In Norddeutschland subfossil.

Truncatella, Eocän und Pliocän.

Berellaia, französisches Eocän.

Acme, Oligocän und Pliocän, wie die vorhergehenden, durchweg selten.

Fig. 202.



Links: *Cyclotus exaratus* Sandb. mit Operculum. Oberes Eocän. Pugnello. Rechts: *Strophostoma anomphalum* Capellini. Oligocän. Ulm. Nach Zittel.

Zittel will auch das wunderliche *Orygoceras* (s. o.) hierher stellen; *Cyclosurus* würde eine Parallele bilden, und zwar eine um so nähere, als Brusina auch glattschalige Arten beschrieben hat. Dann wäre die Form von Dalmatien aus nach Süden verdrängt: Mayotte.

2. Siphonostome Tänioglossen.

Betrachtet man diejenigen Familien der holostomen Tänioglossen, die erst im Mesozoicum auftreten, vorwiegend die Turritelliden, Ampullarien, Melanien und Cerithien — von den kleinen Rissoiden und den fluviatilen Paludinen und Valvaten abgesehen —, dann fällt ihre Mantelstructur auf. Der Mantelrand ist bald gefranst, bald, wie bei den Ampullarien, in einen Sipho ausgezogen, jenes etwa bei Melanien und Cerithiiden. Es liegt nahe, mit solcher Structur einerseits den Spindelausguss der Siphonostomen, also ihr Charakterkennzeichen, andererseits die mancherlei Zierrathe und Fortsätze der Aussenlippe, wie bei *Murex* und *Pteroceras*, in Zusammenhang zu bringen. Denn wenn Dornen und Schalenfortsätze auch bei alterthümlicheren Formen nicht fehlen, bei *Delphinula, Coelocentrus* u. a., so zeigen sie doch kaum die regelmässige Abhängigkeit ihrer periodischen Ausprägung vom Mantelrande. So stark die Fortsätze und Dornen im Einzelnen werden können, so liegen sie

Digitized by Google

doch immer mehr oder weniger continuirlich auf Längskanten oder Spiralrippen, ohne sich auf bestimmte Querlinien, bez. das Peristom, zu concentriren. Noch viel mehr aber mangelt jene Eigenthümlichkeit, wonach eine Peristombildung sich gleichmässig callös über die Spira hinauf bis zur Spitze fortsetzt, wie bei *Murex*, Tritonien u. dergl.: nicht einmal die regelmässige Lippenbildung von *Harpa* dürfte unter Rhipidoglossen und holostomen Tänioglossen ihres Gleichen finden. Dazu kommt, dass der Mantel allmählich in toto seine Constitution verändert hat, so dass das Hypostracum nicht mehr aus Perlmutter besteht. Es ist wohl anzunehmen, dass der Mantelrand mit der Zeit eine höhere Sensibilität erlangte, die sich zum Theil in Fransen und Tasterbesatz äussert. Auf sie mögen die Zierrathe hinauslaufen, als Bildungen vorwiegend warmer Meere, in denen die Kalkabscheidung erleichtert ist. Sie fehlen daher im Norden, wie im Süsswasser und auf dem Lande. Die Gründe für die höhere Ausbildung des Mantelrandes liegen klar zutage. Die ursprünglichen Gastropoden haben ein Epipodium mit den vier Paaren von den Gastrotrichen ererbter Epipodialtastern, die nichts weiter sind als höhere Entwickelungen der sensitiven Borstenbündel. Constanter Aufenthalt im Meere lässt, wie bei unzähligen Meeresthieren, von den Nudibranchien bis zu den Quallen, derartige Fortsätze immer stärker sich entfalten. Das erreicht seine Culmination unter den Rhipidoglossen bei der jüngsten Form, bei *Haliotis*, in dem überreichen Epipodialbesatz. Umgekehrt duldet der Landaufenthalt derartige Anhänge nicht, da sie dem Austrocknen unterworfen sind. Was aber dadurch der Fussrücken an Sensibilität einbüsst, das gewinnt das Thier wieder durch gesteigerte Empfindlichkeit des Mantelrandes. Im Süsswasser, bei den Melanien, äussert sie sich schon im Besatz mit secundären Fühlern, den Fransen. Im Meere gehen daraus mächtige Auswüchse hervor. Mit Bestimmtheit scheint mir aber der Ausschnitt am Spindelende auf jene Landformen zurückzuweisen, die bei geschlossenem Deckel die freie Luft gewissermassen durch einen Sipho athmen, sei es ein feiner Ausschnitt der Aussenlippe, wie bei den Pupinellen, sei es ein Kalkrohr, das sich von der Mündung an der Naht auf die Schale zurückschlägt, wie bei *Opisthoporus* u. a. So wenig wir leider von den Weichtheilen dieser Thiere wissen, so leuchtet doch ohne Weiteres die Nutzlosigkeit, ja die Unmöglichkeit der Einrichtungen ein, wenn nicht ein rinnenförmiger Mantelzipfel sich in die harten Rinnen und Röhren hineinerstreckt. Diese Thiere sind aber heute auf die Tropenumgebung des Ostpols beschränkt, dort, wo wir auch jetzt noch die einzigen Rhachiglossen im Süsswasser haben, so klein sie auch sein mögen. Wenn man sich bis jetzt vergeblich bemüht hat, die Familien der höheren Siphonostomen und der Stenoglossen in befriedigender Weise voneinander abzuleiten, so liegt der Grund wesentlich in dem falschen Bestreben, die Bindeglieder im Meere zu suchen. Sie bewohnten das Land, und zwar reichten sie, so wenig ihre Reste mit Sicherheit gefunden worden sind, in der mittleren Secundärzeit, unserem Klima gemäss, bis

Digitized by Google

zu uns und wurden hier, bez. in etwas südlicherer Schwingungskreislage, untergetaucht und marin. Wir werden den Spuren früheren Landlebens im Einzelnen wiederholt begegnen. Nur auf Eines mag jetzt schon hingewiesen werden. Viele Siphonostomen haben nicht bloss vorn einen Siphonalausschnitt, bez. eine verlängerte Rinne, sondern auch hinten, namentlich die älteren. Jenes hintere Rohr an der Nahtlinie von *Opisthoporus* und verwandten Formen kann bloss dem hinteren Sipho zum Ausgangspunkt gedient haben. Den vorderen, eigentlichen Sipho wird man in dem Mantelanhang von *Melania* und *Ampullaria* im Süsswasser vorgebildet finden wollen. Es ist aber zu bemerken, dass wir in manchen Pupinellen Landformen besitzen, die in ihrem Peristom Athemrinnen besitzen, eine vordere und eine hintere. Die doppelte Siphonalbildung älterer Siphonostomen hat also recht wohl einen terrestrischen Vorläufer.

Nebenbei mag hier noch bemerkt werden, dass der hintere Sipho in vielen Fällen auch da noch erhalten ist am Mantelrande, wo die Schale ihn nicht mehr zeigt, in dem langen Mantelfortsatz, der sich bei *Oliva* weit in der Nahtlinie auf die Spira hinauflegt, in dem entsprechenden Mantelzipfel, der bei den Larven von *Triton* bis zur Spitze des Gehäuses reicht und eine jeweilige Peristomverdickung bis dort hinaus verlängert u. dergl. m.

Allerdings muss hier gleich noch hinzugefügt werden, dass bei aller Klarheit der Ableitung Verwandtes doch schon im Paläozoicum vorkommt, bei *Murchisonia* und der davon abgespaltenen *Ectomaria* Koken (s. o.). Ob hier eine besondere Reihe vorliegt, etwa *Murchisonia* — *Vicarya* (aus dem malaiischen Tertiär) — *Potamides* — *Cerithium*, muss wohl vorläufig dahingestellt bleiben.

Fam. Cerithiidae (LIX 21—24).

Die Cerithien schliessen sich möglicherweise an die Melanien an. *Potamides* hat noch die Beziehung zu Brack- und Süsswasser gewahrt. Dass seine Schale sich entsprechend durch ein conchinöses Periostracum auszeichnet, gegenüber einer rein kalkigen Oberfläche von *Cerithium*, beruht wohl auf der Durchtränkung der Aussenschicht mit Kalk im Meerwasser. Dass *Potamides* einen schwächer ausgebildeten Canal hat, deutet auf die Herleitung von holostomen Süsswasserformen. Die Familie beginnt in der Trias und erreicht im Eocän ihren Höhepunkt, in unserem Quadranten, bez. in Mitteleuropa. Die grosse Mehrzahl der äusserst zahlreichen Arten bevorzugt entsprechend die wärmeren Meere.

Triforis, durch das Tertiär hindurch. Jetzt mit einer Art in den europäischen Meeren, sonst nach Ost und West in die wärmeren Meere auseinandergewichen.

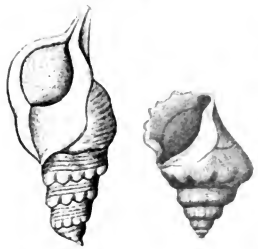
Fastigiella, genabelt. Eocän von Paris, recent an den Antillen.

Cerithium, von der Trias an. Das Subgenus *Campanile* mit grossen Formen aus der oberen Kreide und Pariser Eocän jetzt australisch. Ausgestorbene Untergattungen sind: *Fibula*, mesozoisch, *Cerithinella*, jurassisch. *Eustoma*, Dogger, Malm und Tithon, *Ditretus*, oberer Jura, *Vicarya*,

Digitized by Google

Eocän von Ostindien, *Besançonia*, Eocän von Paris u. a. Fischer zieht *Ditretus* und *Vicarya* zu

Fig. 203.



a *b*

a Eustoma tuberculosum Piette.
b Brachytrema filosum Buvignier.
Nach Fischer.

Potamides, bei uns zahlreich in Kreide und Eocän, recent im Indic, an der tropisch-afrikanischen Küste, in Californien. *Ditretus* aus unserem Corallien, steht der recent indischen *Terebralia* am nächsten.

Fossile Genera zum Theil zweifelhafter Stellung sind noch:

Diastoma, Sandbergeria, Mesostoma, Pterostoma, Eocän, *Exclissa*, Jura, *Ceritella*, Jura, mit den Untergattungen: *Tubifer*, Jura, *Brachytrema*, Jura.

Cerithiopsis mit den kleinen Arten von kosmopolitischer Verbreitung taucht in der Kreide auf.

Fam. Planaxidae.

Fischer stellt wohl mit Recht *Planaxis* aus der Strandzone in diese Nähe, im Gegensatz zu Zittel, der sie zu den Littorinen bringt. Das Subgenus *Quoyia*, jetzt in Neuguinea, taucht im Miocän von Aquitanien auf, ist also nach dem Ostpol verschoben, ein Beweis für die Herkunft auch dieser tropischen Charakterfamilie aus unserem Mitteleuropa.

Fam. Nerineidae.

Die dickschaligen Nerineen mit der gewaltigen inneren Kalkauflagerung, die dem Thier selbst oft nur einen geringen Hohlraum freilässt, erscheinen scharf unter dem Schwingungskreis in Mitteleuropa bei mesozoischem Hinabtauchen in warme Meere. Die Arten der Trias sind fraglich. Die Hauptentwickelung erfolgt im Jura und in der Kreide. Ihre Bevorzugung der Korallenriffe erklärt ihren Kalkreichthum. Als Tropenformen haben sie die umgekehrte Schwingungsphase im Tertiär nicht mitmachen können, alle ihre Sectionen: *Nerinea, Ptygmatis, Itieria, Cryptoplocus, Aptyxis*, starben aus. Nach West und Ost auszuweichen, waren die enorm belasteten Thiere vermuthlich zu schwerfällig. Immerhin geht ihre Verbreitung in unserem Quadranten weit genug, in Mexiko z. B. sind sie durch Felix nachgewiesen worden.

Diese Bemerkungen würden vermuthlich zu Recht bestehen auch dann, wenn wir mit Cossmann die Nerineen neuerdings ganz von den Prosobranchien ausschalten und an die Actäoniden als eine erweiterte Familie der Entomotänien angliedern.

Fam. Cypraeidae (LIX 25—27).

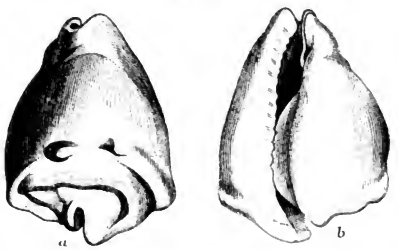
Nach dem Nervensystem schliessen sich die Cypräen an die Diotocardien an. Man wird sich aber unter deren versteinerten Resten um so vergeblicher umsehen, als sie erst in den jüngeren Schichten der Secundärzeit auftreten. Schon der eigenartige Mantel, der rings die Schale

Digitized by Google

halb einhüllt, giebt ihnen eine isolirte Stellung. Man wird sie vermuthlich vom Lande abzuleiten haben. Und da findet sich zwar auch unter den lebenden keine directe Ahnenform, wohl aber lässt sich der Hergang nach der Analogie der Pulmonaten construiren. Auch bei diesen finden sich Formen, welche den Mantel über die Schale zurückschlagen, wie die Vitrinen und andere ihnen verwandte, mit Merkmalen höherer Ursprünglichkeit in der Anatomie, welche die Mantellappen gerade so wie bei den Cypräen ringförmig verwachsen haben und die Schale oben frei lassen. Und zwar hat sich diese Gruppe von Halbnacktschnecken in der Gegenwart wieder, wie so viele andere, nach dem Ostpol zurückgezogen, nämlich die Parmariongruppe von den malaiischen Inseln. Charakteristisch ist, dass auch diese Thiere die inneren Theile des Gewindes durch Resorption des Kalkes ausserordentlich verdünnen. Man hat sich also wohl vorzustellen, dass sich auch unter den terrestrischen Prosobranchien unter Verlust des Deckels ein ähnlicher Vorgang vollzog, nach der polirten Schale zu urtheilen, vielleicht von den Pupinellen aus, und dass diese Thiere durch Untertauchen zu Cypräen wurden. Hier kann eben nur die constructive Hypothese aushelfen, und sie erscheint schwerlich zu gewagt, da auch unter den Rhipidoglossen eine Nacktschnecke vorkommt, *Titiscania*, gleichfalls vom Ostpolgebiet. Sie erfordert allein schon ähnliche Zwischenstufen, wie wir sie bei den Stylommatophoren finden. Will man unter den marinen Prosobranchen eine Parallele suchen, so kann sie wohl nur unter den Lamellariiden zu finden sein, die aber gleichfalls eine räthselhaft isolirte Stellung einnehmen.

Vortrefflich aber passt es zur Pendulationstheorie, dass die einzige jurassische Cypräe auf Sicilien gefunden wurde, während die cretaceischen und tertiären Cypräen weiter nördlich in Mitteleuropa auftreten, das eben später nach Süden gelangte. In der Gegenwart haben unsere Meere nur vereinzelte kleine Formen, das Gros ist nach wärmeren Meeren verschoben, in denen die ersten entstanden.

Fig. 204.



Ovula (*Gisortia*) *tuberculosa* Duclos. $^1/_3$ Eocän. Nach Fischer.

Ovula, jetzt in wärmeren Meeren, fossil im Tertiär. Bezeichnend ist das Subgenus *Gisortia*, aus mitteleuropäischem Eocän, deshalb, weil es.

Digitized by Google

meist in der Gestalt durch starke Höcker auf der Rückenseite der Schale ausgezeichnet, die Riesen der ganzen Familie umfasst.

Pedicularia, recent mit der Nordgrenze im Mittelmeer, an den Azoren und Japan, im Miocän von Messina.

Cypraea, mit einer Species im Jura, von da an continuirlich.

Erato, von der Kreide an, jetzt noch an Europa, vom Indic bis Pacific, an den Antillen, also typisch.

Eratopsis, im französischen Eocän und alpinen Miocän, jetzt nach West und Ost getrennt, Antillen und Westküste Amerikas, Polynesien.

Fam. Trichotropidae.

Eine Familie, die in ihrem Umfange sehr unsicher ist. Stoliczka zog *Purpurina* zu *Trichotropis*, und Zittel folgt ihm, wenn auch unsicher. Fischer nimmt Stellung dagegen. Die Verbreitung muss Fischer recht geben. Die Purpurinen aus Rhät, Lias und Jura würden Wärmeformen sein. *Trichotropis* dagegen tritt fossil erst im Crag von England auf und bewohnt in der Gegenwart die arctischen Meere, also eine typische Kälteform. Wenn Fischer fraglich die fossile *Gyrotropis* aus der nordamerikanischen Kreide und die recente *Separatista* von den Philippinen hierher zieht, so kann sowohl die geologische, wie die geographische Verbreitung die Fragezeichen wohl verstärken, oder aber, wir haben es für alle drei Formen mit einer gemeinsamen, älteren, d. h. cretaceischen Wurzel zu thun, deren Glieder in typischer Weise während der polaren Schwankung im Tertiär auswichen, während der einen Form die Anpassung an das kalte Wasser gelang.

Fam. Struthiolariidae.

Struthiolaria ist eine der wenigen Gestalten, die ganz auf die südliche Erdhälfte beschränkt zu sein scheinen. Sie dürfte ein Product der pacifischen Erdhälfte sein, wobei in erster Linie die Südhälfte des Pacific in Frage käme, als derjenige Quadrant, der mit dem unserigen sich in gleicher Pendulationsphase befindet. Recent und tertiär in Neuseeland und Südamerika. Das Subgenus *Loxotrema* Gabb in einer Art in der californischen Kreide. Fraglich wird *Dolophanes* aus dem Miocän dazu gezogen. Nach Hedley gehört auch die australische *Zemira*, bisher zu den Bucciniden gestellt, hierher.

Fig. 205.

Struthiolaria (*Loxotrema*) *turrita* Gabb. Californische Kreide. Nach Tryon.

Fam. Strombidae (LIX 28–33).

Mit den Flügelschnecken treten wir in die Gruppe der Alaten ein, d. h. in die Reihe derjenigen jüngeren Taenioglossen, welche die im Süsswasser und auf dem Lande erworbene höhere Reizbarkeit des Mantelrandes nach dem Untertauchen in warmes Meerwasser, nach Sistiren des Körperwachsthums, in Verbreiterung oder in Fortsätzen der Mündung ausklingen lassen. Wie die Kalkeinlagerung gewissermassen die Schale auseinanderdrängt und das Thier vergrössert, so dass das Mass der

Digitized by Google

Binnenschnecken, von denen sie abstammen, weit übertroffen wird, so wirkt der gleiche Reiz auf den Mantelrand weiter und veranlasst seine ans Monströse grenzenden Auswüchse, die nur durch die Forderungen des Gleichgewichts im Zaume gehalten zu werden scheinen, weshalb allzuweit über den Durchschnitt hinausschiessende Formen einem schnellen Erlöschen unterworfen sein dürften. Die Paläontologie liefert Belege.

Auf die eigenartige Bewegungsform und Fussbildung komme ich erst im nächsten Abschnitt (Biologie) zurück. Auch sie ist auf dem Lande erworben.

Terbellum ist diejenige Form, die in Bezug auf die am wenigsten entwickelte Aussenlippe und die terminale Lage der Augen auf den Fühlern den hypothetischen terrestrischen Vorfahren am nächsten steht. In mitteleuropäischem Eocän entstanden, hat sie sich jetzt nach dem Ostpol zurückgezogen und lebt im Indic, wie denn auch eine fossile Form, *Mauryna*, sich im indischen Nummulitenkalk findet.

Strombus taucht in der Kreide auf, das Subgenus *Oncoma* im Eocän, *Pugnellus* in der amerikanischen Kreide. Recent hat sich die Gruppe in

Fig 206.

Strombus crassilabrum Zitt. Gosaukreide. Salzburg. Nach Zittel.

Fig. 207.

Pereiraea Gervaisii Vézian. Tertiär. Portugal. Nach Tryon.

die Tropen zurückgezogen; man kennt ja die starke Entwickelung von *Strombus gigas* am Westpol, bez. an den Antillen.

Pereiraia, aus westeuropäischem und alpinem Miocän.

Pteroceras, in strengem Sinne nur recent tropisch, das Subgenus *Harpagodes* bei uns im oberen Jura und in der Kreide. Allerdings schwankt Fischer, ob er es zu den Chenopodien rechnen soll (s. Textfigur 208*b*).

Rostellaria, im Tertiär Mitteleuropas, jetzt nach dem Ostpol verschoben: Indic, Chinasee. Dazu eine Anzahl fossiler Subgenera wieder in unserem Quadranten, *Hippochrenes, Cyclomolops*, aus europäischem

Digitized by Google

Eocän, *Calyptrophorus,* Kreide bis Eocän, *Rimella,* Kreide, *Orthaulax,* Tertiär der Antillen, *Liorhinus,* Eocän, *Isopleura,* amerikanische Kreide, *Strombolaria,* europäisches Eocän.

? Mitraefusus Bellardi, aus piemontesischem Miocän.

Pterodonta, eine Form aus der Kreide, die in verschiedenem Umfange genommen wurde. *Tylostoma* ist generisch abzugliedern.

Fam. Chenopodidae (Aporrhaidae Phil. LX 1—9).

Die Chenopodiden haben zwar viele Aehnlichkeit mit den Strombiden, unterscheiden sich aber doch mehrfach: der Fuss ist weniger stark in Pro- und Metapodium gegliedert, weniger zum Springfuss umgebildet, die Fühlergeisseln sind länger. Dem entspricht die geographische Verbreitung, denn die recenten Vertreter leben nicht in den Tropen, sondern in der Nordhälfte des Atlantic. Schwieriger sind natürlich die fossilen Schalen zu trennen, und wenn sich der Siphocanal lang und gerade auszieht, wenn nicht nur die Aussenlippe des Peristoms sich in Fortsätze auszieht, sondern auch die Spira mit solchen bedeckt ist, die in einer Längsreihe stehen und auf eine frühere Lippe hinweisen, die in voller Ausbildung erhalten blieb, dann entsteht, bei *Spinigera,* eine starke Annäherung an Muriciden. Ich folge indess in der Anordnung den Handbüchern, ohne die Zweifel ganz zu unterdrücken.

Alaria, wie *Chenopus,* doch ohne die hintere, dem Sipho entgegengesetzte Rinnenfortsetzung der Mündung, wird nach den bis ins Abenteuerliche verlängerten Auswüchsen der Aussenlippe in eine Anzahl von Untergattungen getheilt:

a. *Alaria* s. str., nur aus dem Jura.

b. *Dicroloma,* mit zwei langen Fortsätzen etc., Lias und Jura.

c. *Anchura,* mit langem Fortsatz, der sich gabelt, Kreide. Verwandte in Jura und Kreide sehr verbreitet.

Brachystoma Gardner, Gault.

Fig. 208.

a *b* *c*

a Diartema paradoxum Desl. Jura. *b Pteroceras* (*Phyllocheilus*) *speciosum* d'Orb. Kuba. *c Diempterus lonqueuanus* Buvignier. Jura. Nach Fischer.

Diempterus Piette. Gewinde mit Stacheln oder Knoten. Flügel gefingert oder einfach. Der letzte Umgang mit einer kräftigen Verdickung,

Digitized by Google

gegenüber dem Flügel, von einem früheren Peristom herrührend. Dogger und Malm.

Spinigera (s. o.), Jura.

Diarthema, Reste von früheren Mündungen auf der Spira, der stärkste, der letzte, gegenüber dem Flügel. Jura.

Chenopus s. *Aporrhais* sind für den Paläontologen die Formen mit hinterer Rinne am Peristom. In der Zusammenstellung der Subgenera folge ich Zittel:

a. *Aporrhais* s. str., selten in der oberen Kreide. Dann häufiger, bis zur Gegenwart. *Chenopus* s. str. im Sinne von Piette nur jurassische Formen, die sich durch die kürzere Rinne kennzeichnen. Für die Arten aus italienischem Pliocän weist Vinassa de Regny nach, dass *Chenopus uttingerianus* eine andere Species ist und in tieferem Wasser lebt als *Ch. pespelecani* L.

b. *Alipes*, Kreide und Tertiär.

c. *Arrhoges* (*Perissoptera*, *Monocuphus*). Aussenlippe mit unterer Bucht. 1 Spec. recent. Vermuthlich zu jurassischen Formen gehörig.

d. *Ceratosiphon*, mit Formen, die unter *Pterocera* beschrieben wurden. Kreide.

e. *Cuphosolenus*. Die hintere Rinne verläuft in den oberen der drei Finger, der sich nicht an das Gewinde anlegt, sondern frei absteht. Oberer Jura.

f. *Tessarolax*, Kreide.

g. *Lispodesthes*, mit zwei ungleichen, charakteristischen Fortsätzen am Flügel. Kreide.

h. *Helicaulax*, mit anchuraartigen Fortsätzen. Kreide.

i. *Dimorphosoma*, mit schmalem, sichelförmigem Flügel. Kreide.

k. *Pterocerella*, mit breiter Ausladung der Aussenlippe. Kreide.

l. *Malaptera*, mit maximaler Steigerung des Charakters der vorigen. Jura und Kreide.

Man gewinnt wohl den Eindruck, dass die bizarre Ausgestaltung der Aussenlippe bei diesen Thieren das Gleichgewicht leicht störte und daher vielfach das Aussterben bedingte. Doch dürfte die Erklärung, gegenüber den Strombiden, wohl nicht völlig genügen. Da bietet sich wohl nur die Verschiedenheit des kleinen und schmalen Fusses, der vermuthlich nicht ausreichte, um den Thieren eine grössere Beweglichkeit zu geben, so dass sie den, wenn auch langsamen Verschiebungen der Pendulation nicht folgen konnten. Leider lässt uns hier die Biologie im Stich, da wir über das Allgemeinste nicht hinauskommen, ohne positive Unterlagen. Wenn aber meine Erklärung richtig ist, dann entstanden die Thiere in warmen Meeren an unseren Küsten in südlicher Lage. Da sie ihre Schwerfälligkeit am Ausweichen verhinderte, so waren sie gezwungen, die polare Schwankung mitzumachen. Sie starben daher aus bis auf einige spärliche Reste, die sich an gemässigtes Klima an-

Digitized by Google

passten. Sie sind, wie die Theorie verlangen würde, mit mässiger Peristomverbreiterung ausgestattet.

Fam. Cassididen (LX 10—12).

Die ältesten treten in der obersten Kreide auf, als wir Tropenlage hatten. Sie halten sich dann, ziemlich vereinzelt, im Tertiär. Dem entspricht genau die geographische Verbreitung.

Cassis (*Semicassis, Cassidea, Phalium, Bezoardica, Casmaria, Levenia*). vom Eocän bis Pliocän, jetzt tropisch circumäquatorial, vermuthlich durch pelagische Larven verbreitet; eine Art noch im Mittelmeer.

Cassidaria (*Morio, Galeodea, Galeodaria*), obere Kreide, stärker im Eocän. Die wenigen recenten Arten in wärmeren Gegenden, zwei noch im Mittelmeer. Das Subgenus *Sconsia* vermittelt zwischen *Cassis* und *Cassidaria*.

Oniscia, im Miocän von Nordamerika und den Antillen, jetzt an den Antillen, den Galapagos und in der Chinasee. Haben wir hier eine Form, die sich wirklich erst während der Verdrängung der cretaceischen Vorläufer nach dem Westpol abzweigte, oder ist auch diese Gattung noch in unserer Kreide zu suchen? Die Spärlichkeit der fossilen Cassididen lässt das letztere vermuthen.

Fam. Doliidae (LX 13).

Man kann die Piruliden oder Ficuliden abtrennen. Fischer lässt sie zusammen.

Dolium, in der englischen Kreide eine Art, sonst tertiär. Jetzt tropisch, doch noch zwei Arten im Mittelmeer. Die Untergattung *Malea*. fossil im europäischen Pliocän, ist jetzt ganz weit nach der pacifischen Seite verdrängt: Peru, Polynesien, Philippinen.

Pirula s. *Ficula* scheint eine Gattung zu sein, die im Aussterben begriffen ist, denn die fossilen aus dem Neocän und hauptsächlich aus dem Tertiär übertreffen die recenten um das Fünffache. Fossil aus dem Tertiär von Europa, Nordamerika, Chile, Java, Indien, recent an den Antillen, wie um den Ostpol, Indic und Philippinen. Man kann leicht sehen, dass die fossilen Fundstätten auf unserem, sowie auf dem südpacifischen Quadranten liegen, die beide im Tertiär äquatoriale Pendulation hatten, wie sich die lebenden nach Ost- und Westpol scheiden. Also lagen die fossilen ebenso gut tropisch oder mindestens subtropisch wie die recenten.

Fam. Tritoniidae (LX 14, 15).

Die Tritoniiden sind, wie die Doliiden, durch besonders grosse Schwimmlarven gekennzeichnet, treten in der Kreide auf und folgen in jeder Hinsicht den Gesetzen der jüngeren Formen. Die Beschränkung auf die Tropen ist nicht so scharf, dass nicht schon die cretaceischen Formen bis nach Amerika hinüberreichten.

Triton (*Tritonium*), mit den Charakteren der Familie nach jeder Hinsicht. *Buccitriton, Tritonopsis* und *Personella* sind Subgenera, die Conrad für die nordamerikanischen Kreidevorkommnisse aufstellt.

Digitized by Google

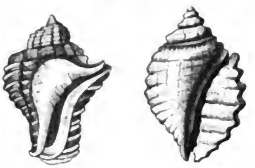
Persona (*Distortrix*) zeigt die Gesetzmässigkeit am schärfsten, miocän in Italien, gegenwärtig an den Antillen im Westen und vom Rothen Meere bis zum Pacific und zu den Philippinen im Osten.

Ranella, vom Eocän und recent.

Fam. Columbellinidae.

Die nur fossil bekannten Schalen werden verschiedentlich gruppirt, gemäss ihrer vermittelnden Formen, die sowohl an die Ranellen, wie an manche Strombiden erinnern. Ich folge in der systematischen Stellung Fischer. Bezeichnend ist für die Formen das ringsum stark ausgeprägte Peristom, das auch auf der Spindelseite eine kräftige Schwiele bildet. Der hintere Sipho ist oft stark ausgeprägt. Die Merkmale weisen, wie mir scheint, mit einiger Schärfe auf Pupinellen mit doppelter Athemrinne als terrestrische Vorfahren zurück. Die Thiere erstrecken sich durch unsere Jura- und Kreideablagerungen. Es dürften etwa in äquatorialer Schwankung untergetauchte wärmebedürftige Formen sein, die, ähnlich den Nerineen, starke Kalkeinlagerung annahmen, dann aber die Temperaturabnahme bei der polaren Phase nicht ertrugen, sondern entweder ausstarben, oder in die anderen angedeuteten Formen sich umwandelten.

Fig. 209.



a b

Columbelliniden. *a Columbellina ornata* d'Orb. *b Zittelia Sophia* Ogérien. Nach Fischer.

Columbellina d'Orb, Kreide.

Columbellaria Rolle, oberer Jura.

Zittelia Gemellaro, oberer Jura.

Petersia Gemellaro, Jura, bei Zittel unter den Bucciniden.

Alariopsis Gemellaro aus dem Jura erscheint fraglich.

VIII. Die Heteropoden.

Die zarten Schalen der Kielfüsser sind leider für die Fossilisation so wenig geeignet, dass wir über diese in ihrer Herleitung weit über die modernen Anschauungen der Morphologen hinaus problematische Gruppe von der Geologie keine näheren Aufschlüsse erhalten. Es ist nichts über das Tertiär hinaus bekannt.

Carinaria, im Miocän von Piemont.

Atlanta, im Pliocän von Italien und Sicilien, dazu nach Gabb eine tertiäre Art in San Domingo.

Vom Standpunkte der Pendulationstheorie stimmt ja alles vortrefflich — nördlichstes Auftreten der Warmwasserformen im Mittelmeer, ebendaselbst ihr erstes geologisches Debut —, und zweifellos ist auch die geographische Verbreitung eben nur durch die Pendulation zu erklären. Andererseits deutet doch die oft betonte Aehnlichkeit mit der Schale von *Cyrtolites, Bellerophon* und *Porcellia,* wenn auch diese meist

Digitized by Google

robuster waren und von mir in ganz anderem Sinne gedeutet wurden (s. o.), auf irgendwelche älteren Beziehungen zurück.

IX. Die Rhachiglossen.

Wenn die sämmtlichen Rhachiglossen erst in mesozoischen Ablagerungen auftauchen, also zunächst als Wärmeformen durch Untertauchen in äquatorialer Schwankung entstanden sind, so gewinnt man näheres Verständniss doch erst durch das Eingehen in die einzelnen Gattungen und Untergattungen. Die Rhachiglossen stellen jetzt nicht nur in den wärmeren Meeren, sondern auch in den kalten einen starken und durch Ansehnlichkeit hervorragenden Bestandtheil der Molluskenfauna. Da ist es von besonderer Wichtigkeit, dass die Kälteformen sich nach Massgabe der Ablagerungen in unserem Quadranten erst zuletzt abgezweigt haben, im späteren Tertiär, als wir schon weit in polare Schwankung eingetreten waren. — Dass die Gruppe als solche im Meere entstanden wäre und sich dort in alle ihre Zweige gespalten hätte, darf auf keinen Fall angenommen werden, um so weniger, als sich am Ostpol noch kleine Reste im Süsswasser finden (s. o.). Daraus ergiebt sich auch für den jetzigen Stand unserer Kenntnisse die Belanglosigkeit der Anordnung, in der man die Familien aneinanderreiht. Einige zusammengehörige Zweige, wie etwa die Bucciniden und Nassiden, heben sich heraus. Zittel u. a. ziehen sie in eine Familie zusammen.

Fam. Nassidae (LX 19–21).

Canidia, fluviatil recent am Ostpol.

Nassa, jetzt so verbreitet und artenreich, fossil im Tertiär, das Maximum im Miocän (205 piemontesische Formen!). Die von Conrad abgezweigten amerikanischen Gattungen *Paranassa* und *Tritiaria* unterscheiden sich im Grunde nicht. Das Subgenus *Ptychosalpinx* aus dem Miocän Nordamerikas hat doch nach Fischer auch in Frankreich fossile Vertreter.

Truncaria, aus dem Eocän von Paris, ist jetzt nach dem Ostpol verschoben als Wärmeform: China, Australien. Von dem verwandten *Dorsanum* hat sich die fossil unbekannte Gruppe *Northia* scharf eingestellt: Philippinen östlich, Panama westlich.

Buccinanops s. *Eburna*, aus dem Eocän von Italien (?) und Alabama, jetzt auf der Westhälfte nach Süden verdrängt: Cap, Madeira, Patagonien. Nahe steht wohl *Ectracheliza* aus dem Miocän von San Domingo.

Fam. Buccinidae (LX 16—18, 21, 22).

Wie bereits ausgeführt (s. o.), haben wir unter grossen Bucciniden die Hauptformen, die jetzt unter dem Schwingungskreis arctisch an Spitzbergen gedeihen und sich differenziren. Dem entspricht eine jüngere fossile Fauna, namentlich im Crag von Nord- und Mitteleuropa.

Chrysodomus, auch bei den Fusiden figurirend, jetzt arctisch circumpolar, fraglich in der Kreide, das Maximum im Crag, ebenso die Unter-

Digitized by Google

gattung *Sipho* aus nordischem Meere, fossil im Crag von England und Belgien, deutliche Kälteformen auch nach der geologischen Entwickelung. Das erscheint noch klarer, wenn wir mit Fischer die nur recent bekannte *Siphonalia* als den Vertreter der Chrysodomen auf der pacifischen Seite betrachten: *Kelletia,* Nordpacific, *Penion* und *Austrofusus* aus südlichem Meere. Dann hätten wir es in der Gruppe mit specifischen Kälteformen zu thun, die während der Eiszeit über den Nordpol hinweg nach dem Nordpacific verschoben worden wären. Der Durchgang durch die tropischen Theile des Stillen Oceans müsste sich während und von dieser Zeit an in tieferem Wasser vollzogen haben.

Aehnlich zu beurtheilen sind die folgenden Formen:

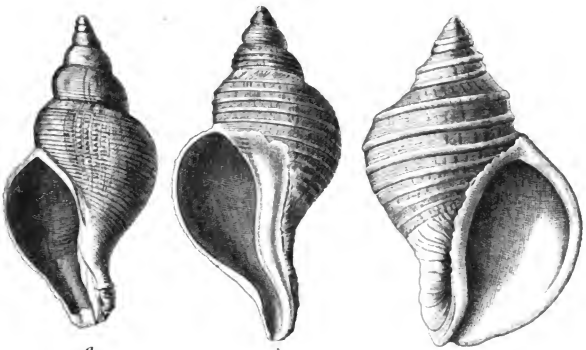
Liomesus, jetzt arctisch und boreal, fossil im Crag von England und Belgien.

Volutharpa, nur recent im Nordpacific, Sitka, Japan.

Neobuccinum, Kerguelen.

Als Vorläufer erscheinen etwa cretaceische Formen aus Amerika, *Haydenia, Eripachya, Brachysphingus* von Californien, *Pseudobuccinum* von Missouri. *Cominella* dagegen, vermuthlich mit dem lebenden fluviatilen Rest *Clea* vom Ostpol, dürfte auf unserer atlantisch-europäischen Seite nach der Südhemisphäre gelangt sein: in unserem Miocän, lebt sie jetzt am Cap, in der Südsee, Neuseeland, Tasmanien. *Chlamidota* von den Kerguelen schliesst sich an.

Fig. 210.



a *Neptunea contraria* L. var. *sinistrorsa.* Pliocän von Sizilien.
b „ „ „ Pliocän von Belgien (Scaldisien).
c „ *antiqua* L. var. *carinata.* Crag (Little Oakley).
Verkleinert. Nach Harmer.

Für *Neptunea antiqua,* von Fischer zu *Chrysodomus* gestellt (*Fusus antiquus* L.), hat Harmer 1898 eine genaue Uebersicht über die

Digitized by Google

recente und fossile Verbreitung der links- und rechtsgewundenen Formen gegeben. Die linksgewundenen sind südlich, an der Küste von Portugal etc., und erreichen ihre Nordgrenze in der Bai von Vigo. Alle rechtsgewundenen Formen leben weiter nördlich, wobei gelegentliches Vorkommen linksgewundener Exemplare von typischen Nordformen nicht ausgeschlossen ist; die gekielten Formen darunter sind streng nordisch, meist arctisch. Fossil fehlen die läotropen Formen in Südeuropa, treten aber im Crag von England und den entsprechenden Schichten von Belgien auf. Die rechtsgewundenen Formen fehlen im Pliocän von Frankreich und Südeuropa; sie liegen in den oberen Horizonten des englischen Crag. Die Südformen gingen also in England den Nordformen voraus, die englische, belgische und die sicilianische fossile Form sind geographische Varietäten, welche durch die lebende aus der Bai von Vigo verknüpft werden. Die Nordformen, *N. antiqua* von England und Norwegen, *N. despecta*, gekielt und arctisch, gehören eng zu den spätfossilen englischen.

Triumphis, fraglich aus californischem Miocän, jetzt Panama.

Cyllene, Miocän von Europa, jetzt im Indic und an Westafrika, also deutlich durch Afrika nach Südwest und Südost getrennt verschoben. Dazu *Cyllenina* aus dem Miocän von Frankreich, Oesterreich und Italien.

Tritonidea, fossil unbekannt, weist durch ihre Verbreitung — Ostpolgebiet, Senegambien, Antillen — deutlich auf europäischen Ursprung.

Pisania zeigt das noch schärfer: europäisches Tertiär; recent Mittelmeer, Ostpolgebiet, Antillen. Dazu *Pisanella* aus piemontesischem Miocän.

Euthria, genau so, tritt in unserem Miocän auf (22 Arten in Oberitalien) und weicht nach Südost, Süden und Südwest aus: Mittelmeer: Japan, Neuseeland; Capland; Californien. Dazu *Jania* aus oberitalienischem Miocän. Als verwandte Formen aus unserem Miocän und Pliocän *Anura* und *Genea.*

Metula, Miocän von Italien, jetzt am Ostpol im Chinesischen Meer, Afrika, Cap.

Engina, nur lebend bekannt, im Ostpolgebiet und an den Antillen, fast mit Sicherheit bei uns entstanden, nach scharfer Parallele von

Phos, lebend im tropischen Ost- und Westpolgebiet, tertiär in Europa und an den Antillen.

Hindsia, jetzt im Ostpolgebiet, Indic, China, Philippinen, erscheint, wenn auch unsicher, in der centraleuropäischen Kreide.

Dipsaccus, jetzt am Ostpol, fossil in unserem Tertiär. *Macron* von Californien mit der Untergattung *Fulmentum* von der Prinzeninsel. Pseudoliven mit dem Deckel von *Dipsaccus* (s. *Eburna*), stellt vielleicht den südlichen und westlichen Zweig dar.

Pseudoliva, fraglich hierher zu ziehen, jetzt an der atlantischen Küste von Afrika, taucht auf in der Kreide und lebte während des Eocäns in Mitteleuropa.

Digitized by Google

Es ist von hohem Interesse, zu verfolgen, wie die Bucciniden als eine geologisch junge Schöpfung auch morphologisch noch in Fluss und Artbildung begriffen sind. Die Radula liefert dafür die besten Beweise. Friele hat sich wiederholt mit dem Gegenstand beschäftigt und die hohe Variabilität nachgewiesen. Neuerdings bringt M. V. Lebour*) neue Beweise. Aus zwei grösseren Serien von *Buccinum undatum* war jedesmal nur die kleinere Hälfte in Bezug auf die Dentikeln des Mittelzahns und der Seitenzähne normal, die grössere Hälfte zeigte Abweichungen, und zwar schwankte die Anzahl der Dentikeln beim Rhachiszahn zwischen 3 und 8, bei den Lateralzähnen zwischen 3 und 6. Es entspricht wohl nur einem allgemeinen Gesetze, dass die Männchen mehr zu Abänderungen neigen als die Weibchen. Dem stärkeren Variieren der Gattung im Norden entspricht es, wenn der Numerus der Dentikeln in einem Satze von Hammerfest an der Mittelplatte noch höher stieg, als bei jenen englischen Serien, nämlich bis auf 9.

Ganz ähnliche Resultate ergab die Untersuchung von *Neptunea antiqua*. Von 32 Exemplaren hatten nur 14 eine normale Reibplatte und darunter waren 13 Weibchen. (*Volutopsis* zeigte entsprechende Unregelmässigkeiten.)

Fam. Columbellidae (LX 23).

Wenn man die Columbelliniden (s. o.), die Zittel u. a. hierher stellt, von den Columbelliden abtrennt, dann bleibt nur die reiche Gattung

Columbella übrig, jetzt fast kosmopolitisch, doch in den Tropen vorwiegend, in jüngeren Tertiärbildungen häufig. Ein näheres Eingehen auf die zahlreichen Subgenera weist mehrfach scharf auf Europa als Schöpfungsherd zurück. Erwähnt mag werden als typisch

Atilia, miocän in Italien, jetzt im Mittelmeer, an den Antillen und am Ostpol.

Fam. Muricidae (LXI 11—16).

Wieder zeigt sich hier der engere gegenseitige Zusammenhang der jüngeren Formen in der Willkür, mit der man bald die Purpur- und Stachelschnecken in zwei Familien trennt, bald sie in einer belässt. Letzteres geschieht hier. Zittel würde sogar die Fusiden zwischen beide einschieben. Die Coralliophiliden gliedert man am besten gleich an.

Trophon, eine der jüngsten Formen, und zwar in kalten Meeren, arctisch und antarctisch in Südamerika, tritt entsprechend im späten Tertiär auf, im Pliocän von Sicilien, dann im Crag von England und Belgien.

Typhis, jetzt im Mittelmeer, an Westafrika, Antillen und Ostpolgebiet, beginnt bei uns in der oberen Kreide.

Murex, so reich in den wärmeren und gemässigten Meeren entfaltet, taucht nach Fischer mit einigen Species in der Kreide auf und

*) M. V. Lebour, On variation in the radulae of certain Buccinidae. Journ. of Conchology XI. 1906. p. 282—286.

Digitized by Google

ist fast mit allen seinen Untergattungen in den älteren Schichten unseres Tertiärs, namentlich im Miocän, vorhanden.

Ocinebra, von manchen direct zu *Murex* gezogen, verhält sich ähnlich. Ganz scharf ist es bei *Vitularia* aus mitteleuropäischem Miocän, jetzt Panama, Westafrika, Neucaledonien.

Urosalpinx, von Kobelt zu *Trophon* gezogen, aus virginischem Miocän, jetzt an nordamerikanischer Küste.

Lachesis, eine kleine, auch zu den Pleurotomiden gestellte Form, aus italienischem Miocän, noch jetzt europäisch.

Rapana, jetzt im Ostpolgebiet, in der oberen Kreide Indiens. Die wahre Herkunft zeigt das Subgenus *Ecphora* s. *Stenomphalus* aus dem Miocän von Deutschland und Maryland.

Purpura, jetzt tropisch und subtropisch, in europäischem Tertiär. Vereinzelte Untergattungen, *Jopas*, *Vexilla*, *Pinaxia*, sind jetzt auf den Ostpol beschränkt; *Cuma*, die ebenfalls im Pacific lebt, tritt im Pariser Eocän auf.

Acanthina s. *Monoceros*, recent westamerikanisch, fossil in jüngeren Schichten von Chile, fehlt doch auch nicht im oberen Tertiär von Italien.

Concholepas bietet ein noch schärferes Beispiel solchen Zusammenhangs: eine Art recent in Chile, die zweite im Miocän von Frankreich.

Ricinula s. *Pentadactylus*, recent in den Tropen, doch die pacifische Untergattung *Morula* bereits in mitteleuropäischem Eocän und Miocän.

Purpuroidea und *Lachesis* sind mehr Vorläufer aus Jura und Kreide.

Coralliophila, *Magilus* und ähnliche durch Aufenthalt und Befestigung in Korallenriffen deformirte Schnecken sind vorwiegend recent und in älteren Formen noch schwerer bestimmbar als in lebenden. *Rapa*, *Rapella* etwa schon aus der Kreide, *Coralliophila* aus italienischem Mio- und Pliocän, ähnlich *Pseudomurex*.

Fam. Fasciolariidae (Fusidae) und Turbinellidae (LXI 1—10).

Auf die schärfere, oft strittige Umgrenzung der Familie kommt wieder nichts an. Man mag für die verschiedene Fassung der Gattungen etwa darauf hinweisen, dass Zittel von *Fusus* ca. 250, Fischer nur etwa 60 recente Arten anerkennt. Gerade die schärfere Fassung zeigt aber die bestimmte Gesetzmässigkeit, denn die Arten leben sämmtlich in den Tropen um Ost- und Westpol, nur einige noch intermediär im Mittelmeer. Fossil in unseren secundären und tertiären Schichten. Die Formen der Trias sind nach Zittel unsicher; der mittlere Jura enthält kleine, aber gut erkennbare Formen, die Hauptentwickelung fällt ins Eocän und Miocän.

Eine Reihe von Gattungen aus amerikanischen Kreide- und Eocänschichten lässt Fischer einfach bei *Fusus: Exilifusus*, *Exilia*, *Turrispira*, *Priscofusus*, *Lirofusus*, *Serrifusus*.

Clavella mit einer lebenden polynesischen Form war bei uns im Eocän reich entwickelt, ist also bei der Verschiebung äusserst reducirt worden.

Digitized by Google

ein gutes Beispiel für die unsichere Herkunft monotyper Formen, deren fossile Vorfahren man nicht kennt.

Fasciolaria, in Kreide und Tertiär, jetzt im Mittelmeer, an den Antillen und im Ostpolgebiet. Anschliessend wieder Formen aus nordamerikanischen cretaceischen und Miocänablagerungen, *Terebrispira*, *Piestochilus*, *Mesorhytis*, *Cryptorhytis* etc.

Strepsidura, aus mitteleuropäischem Eocän, lebt jetzt als *Melapium* im Indic weiter.

Latirus, bei uns cretaceisch und tertiär, jetzt tropisch, die verschiedenen Sectionen schon fossil, dazu etwa *Odontobasis*, Kreide von Dakota, *Mazzalina*, Eocän von Alabama.

Turbinella, jetzt im Indic und an brasilianischer Küste, bei uns im Tertiär, bez. Eocän. Hier liegt eine Form vor, die keineswegs bereits, wie so unzählige Tropenschnecken, das ganze Ostpolgebiet, etwa von Madagascar bis hinaus in den Pacific, erobert haben, sondern die recenten Vorkommnisse bilden symmetrische Punkte, deren Verbindungslinien mit Mitteleuropa durch den Schwingungskreis halbirt werden.

Cynodonta (*Cynodona*), jetzt an den Antillen und im weiteren Sinne im Ostpolgebiet vom Rothen Meere bis zum Pacific, ist bei uns doch fossil noch nicht gefunden worden, sondern im Tertiär von Domingo, was weiter nichts sagen will.

Tudicla, mit mehreren lebenden Arten im Indic, stammt aus unserer Kreide und unseren Tertiärschichten, in denen die Gattung reich entwickelt war.

Fulgur (*Busycon*), bei uns noch ohne Anknüpfung, recent an den Küsten Nordamerikas, ebendort tertiär; dasselbe gilt von den dazu gezogenen *Sycotypus*, wozu noch *Lirosoma* und *Tortifusus* aus dem Miocän von Maryland kommen.

Melongena, in unserem Tertiär, jetzt westlich an den Antillen, östlich im Pacific. Die Subgenera *Pugilina* indisch, *Myristica* indisch-chinesisch, zeigen den Weg nach Osten. Dazu *Mayeria* Bellardi aus piemontesischem Miocän, *Lacinia* aus dem Eocän von Alabama.

Liostoma, aus unserem Eocän, *Bulbifusus* zusammen mit *Lacinia*, *Palaeotractus*, aus californischer Kreide. Recent: *Semifusus*, vom Ostpol, *Ptychatractus*, von der nordamerikanischen Ostküste, *Meyeria*, nordatlantisch.

Die Phylogenie von *Fusus* und seinen Verwandten.

Neuerdings hat Grabau (1893) sich mit der phylogenetischen Entwickelung der Fusiden beschäftigt, vom morphologischen, geographischen und paläontologischen Gesichtspunkt aus. Hier liegt eine Arbeit vor, die auf einem ungewöhnlich reichen recenten und fossilen Material beruht, welches eine musterhafte Sichtung gestattete und fand. Die Zahl der Arten, die der Verfasser nicht vor Augen hatte, aber gewissenhaft registrirt, ist sehr mässig. Grabau hat namentlich Werth darauf gelegt,

Digitized by Google

vollständige Schalen mit erhaltenem Apex zu bekommen, um alle Entwickelungszustände vom ersten an daran verfolgen zu können. Die amerikanischen, wohl alle von Hyatt eingeführten Ausdrücke für die Entwickelungsstufen sind uns etwas fremder geblieben, ich habe wenigstens immer für „Protoconch" Apex beibehalten und würde auch jetzt noch „Protoconcha" vorziehen. Aehnlich geht es mir mit anderen Bezeichnungen. Statt beschleunigter (accelerated) Entwickelung sagen wir abgekürzte, Perrier würde Tachygenese setzen, vielleicht allerdings mit dem Unterschiede, dass die Umgänge gegen die Spitze der einzelnen Schale hin noch alle phylogenetischen Entwickelungsstadien erkennen lassen, immerhin mit der Abkürzung, dass sich später erworbene Structuren selbst auf die Protoconcha heraufschieben, womit ein wahrer Ausfall an dieser gegeben wäre. Auf die Namen mag es wenig ankommen. Schlimmer ist es, dass gerade die Anfangsstufe, welcher Grabau für die Beurtheilung des Verwandtschaftsgrades die Entscheidung überträgt, in ihrer wahren biologischen und phylogenetischen Bedeutung am allerwenigsten gesichert erscheint. Er nimmt die Protoconcha oder den Apex einfach als Stammform, ohne doch zu wissen, ob es sich nicht um eine secundäre Erwerbung oder aber um einfache entwickelungstechnische Structuren handelt. Er lässt die Frage offen, ob der Apex einem pelagischen Veligerstadium entspricht, während er andererseits unter Umständen diesem Veliger eine wichtige Aufgabe bei der Ausbreitung der Gattung zutheilt (s. u.). Beides scheint über die Wahrheit hinauszuschiessen. Seit wir Arten kennen, die sowohl mit als ohne abweichenden Apex vorkommen, erscheint die Protoconcha als secundäre Anpassung an eine freie pelagische Lebensweise der Larve. Ob das Princip beliebig erweitert werden darf, steht indess noch völlig dahin. Wir kennen bis jetzt leider verhältnissmässig wenig solche Larven, die wir mit Bestimmtheit auf einzelne Gattungen beziehen dürfen. Und wenn wir Schalen mit abweichendem Apex finden, dann bleibt es ganz ungewiss, ob er von einer planktonischen Larve früher erworben wurde oder nicht. Denn die Erwerbung kann auch von den Vorfahren vollzogen worden sein, ohne dass die Nachkommen noch das freie Jugendstadium beibehalten. Mit Sicherheit ergiebt sich eine planktonische Larve aus der erwachsenen Schale dann, wenn entweder der Apex das Violet der Janthinen zeigt, oder wenn er sich scharf gegen die nächsten Umgänge absetzt, womöglich noch mit dem charakteristischen Peristom der Sinusigera. Beides ist bei *Fusus* nicht der Fall, daher das Urtheil sehr unsicher wird. Andererseits will ich gleich hinzufügen, dass die pelagischen Veliger sich nicht beliebig durch die Warmwasserregionen ausbreiten, auch nicht beliebig im Gefolge der Strömungen; vielmehr halten sich viele, trotz bester Schwebvorrichtungen, nur in der Nähe des Landes, andere gehen zwar weiter, aber doch, so viel sich erkennen lässt, nur in bestimmten Linien, die ich eben deshalb, zugleich auf andere Gründe gestützt, für alte Strandlinien halten möchte. Auf jeden Fall scheint mir, so weit sich's

Digitized by Google

um den Apex handelt, besondere Vorsicht gegenüber den descendenztheoretischen Schlüssen geboten, um so mehr, als gerade für unsere Gattung ein Wechsel des Apex innerhalb einer und derselben Art, nämlich bei *Fusus bifrons*, durch Sturany nachgewiesen ist.

Grabau verfolgt den Entwickelungsgang im Einzelnen. In allen normalen Arten von *Fusus* zeigt die definitive, nepionische Schale zunächst gerundete, quergerippte Umgänge mit einfachen Spiralstreifen. Dieser Charakter erhält sich im einfachsten Falle über die ganze Schale, im entgegengesetzten beschränkt er sich auf einen Theil des ersten Umgangs und macht weiterhin höheren Structuren Platz. Die Umgänge werden kantig, indem einer oder mehrere der centralen Spiralstreifen sich verstärken. Zunächst sind es drei. Bisweilen wird der eine von dem übergreifenden nächsten Umgange verdickt, so dass scheinbar zwei Kanten da sind. Doch kann auch eine Kante wirklich verschwinden (*Fusus Dupetit-Thouarsii*). Schliesslich erhält eine Kante, meist die mittelste, das Uebergewicht. Die Streifen bleiben an dieser Kante am stärksten und führen zu regelrechten Verdickungen und Knoten. Doch können alle diese Structuren gegen den letzten Umgang hin gänzlich verschwinden, so dass hier die Oberfläche schliesslich wieder glatt wird, selbst ohne Querrippen. Doch treten diese letzteren bisweilen zum Schluss wieder auf. In den ursprünglichsten Fällen bleiben die Streifen einfach, meist werden sie weiterhin verstärkt durch Einlagerung secundärer und tertiärer Reifen. Das Peristom ist mit der unteren Siphoverlängerung gewöhnlich gerundet. Bei alten Individuen, oder bei alternden, phylogerontischen Arten bildet sich aber noch ein hinterer Canal aus, indem der obere Theil des Peristoms sich zu einem kurzen Winkel auszieht; er entspricht äusserlich einer Kante, die frei neben der Nahtlinie herabzieht und bisweilen sehr stark vorspringt. Die Färbung ist matt, braun, oft mit gesättigten braunen Flecken an den Verstärkungen der Schale, die sich selbst bis zu feinem Haarbesatz steigern können (mit anderen Worten: die Abscheidung des Periostracums und des Ostracums am Mantelrande gehen genau parallel).

Die typische Reihe ist die des *Fusus colus*. Hier lassen sich folgende Stufen unterscheiden:

Protoconcha	a) glatt, b) gerippt,
nepionisch	*turriculus*-Stadium,
neanisch	*toreumus*-Stadium,
ephebisch	*colus*-Stadium,
gerontisch oder parephebisch in beschleunigten Stücken	*longicaudus*-Stadium.

Nach den Abbildungen würde das etwa heissen: *F. turriculus* ist gleichmässig feingestreift mit regelmässigen, varixartigen Ausbuchtungen über die ganze Spira; bei *F. toreumus* steigern sich die Ausbuchtungen zu scharfen Knoten; bei *F. colus* beschränken sie sich auf die oberen Umgänge und lassen mindestens den unteren frei, der einfach glatt,

Digitized by Google

bezw. feingestreift wird; dieser Vorgang erreicht sein Maximum bei *F. longicaudus*, der höchstens noch an der Spitze schwache Knoten zeigt.

Ich übergehe die Einzelheiten, den ausführlichen Stammbum der *F. colus*-Reihe, den der *F. longissimus*-, der *F. laticostatus*-, der *F. longicostris*- und der *F. australis*-Reihe, und bemerke nur, dass ausser diesen Reihen noch eine ganze Menge Einzelformen aus dem Tertiär und der Gegenwart discutirt werden.

An *Fusus* werden Formen angegliedert, die vielfach schon unter die Gattung einbegriffen wurden.

Recent: *Aptyxis* mit den mediterranen Arten *A. provençalis* und *A. syracusanus* wurde von Troschel auf Grund der Radula mehr zu *Fasciolaria* gezogen; da aber jetzt auch echte *Fusus* mit solchem Gebiss bekannt geworden sind, so wird die Abtrennung nunmehr auf den kurzen Sipho und die lange Spira gegründet.

Eocän: *Falsifusus* Grabau wird im Wesentlichen auf den Apex gegründet, der ganz allmählich in die definitive Schale übergeht. 3 Arten aus den Golfstaaten von Nordamerika, 1 aus dem Pariser Becken.

Fulgurofusus Grabau mit schräg aufgerichtetem Apex. 2 Arten aus dem Eocän von Alabama. Hier schliesst sich fraglich *Latifusus* Grabau an, fossil von Texas.

Heilprinia Grabau mit grossentheils gerippter Protoconcha. Die Arten beschränken sich auf Amerika, wo sie im Oligocän auftauchen und bis zur Gegenwart durchgehen. Ein Stammbaum wird entworfen.

Euthriofusus Cossmann wurde früher unter *Fasciolaria* genommen. Die Formen gehören dem Miocän von Wien und von Frankreich an.

Die geographische Verbreitung. — Das wichtige Schlusskapitel (p. 145—152) excerpire ich zunächst ungeändert, um einige Bemerkungen daran zu knüpfen.

Die primitivste Form, *Fusus porrectus*, erscheint im Eocän von England. Die verwandte französische Art, *F. aciculatus*, ist davon eine locale Modification, die aus ihr entstand. Die anderen französischen Arten, die man zu *Fusus* bezogen hat, scheinen alle zu anderen Gattungen zu gehören, so gut wie die aus amerikanischem Eocän. Der französische *F. uncinatus* ist vermuthlich ein *Falsifusus*. Kurz, die einzige echte eocäne Stammform ist die genannte englische Species.

Weiter zurück lässt sich *Fusus* nicht sicher verfolgen. Es sind zwar viele Arten aus der Kreide verzeichnet, aber sie sind meist unvollkommen bekannt. Einige, die Kaunhowen von Maastricht beschrieb, sind vielleicht herzurechnen, namentlich *F. bicinctus*. *Falsifusus* (?) *serratus* und *unicarinatus* gehören wohl dazu. Die anderen von Kaunhowen genannten Formen, *F. pliciferus* Blinkhorst, *F. kunraedensis* Kaunh. und *F. planus* Kaunh. dürften Vorläufer sein. Ihre einfachen Windungen und die gleichmässigen Rippen erinnern an junge *Fusus*, doch ist der Apex unbekannt.

Im jüngeren Tertiär schliessen sich an die eocänen Arten zunächst die oligocänen von Norddeutschland an, ferner die miocänen

Digitized by Google

des Wiener Beckens, die — zur Ueberraschung des Verfassers — denen aus dem italienischen Subapennin, d. h. aus dem Pliocän, gleichen. Ja, die Wiener Exemplare sind etwas höher differenzirt als die italienischen. Die Arten sind dieselben. Im italienischen Pliocän bilden zwei von ihnen gute Formenreihen, die Reihe des *F. rostratus* hat sich bis zur Gegenwart erhalten und ist ein charakteristisches Glied der heutigen Mittelmeerfauna. Die Reihe des nahe verwandten *F. longirostris* dürfte in *F. castellarquensis*, *F. inaequicostatus* und *F. etruscus* ihre Endglieder erreicht haben und ausgestorben sein. Uebrigens ist die Kette zwischen den eocänen und den pliocänen Formen nicht ganz lückenlos erhalten, einige Glieder scheinen ausgefallen zu sein.

Um so klarer ist der Zusammenhang auf der amerikanischen Seite aufgedeckt. Im westindischen Miocän (oder möglicherweise Oligocän) sind ganz nahe Verwandte der eocänen Europäer erhalten, *F. Henekeni* und *F. haitensis*, der letztere mehr specialisirt und Vertreter eines besonderen Zweigs. Diese ersten Vertreter der *F. colus*-Reihe unterscheiden sich von den ältesten Europäern namentlich durch ihre bedeutende Grösse. *F. eucosmius* stellt einen lebenden Nachkommen in den westindischen Gewässern dar. Die nächsten recenten Verwandten aber, *F. turriculus*, *F. chinensis* und *F. reeveanus*, sind auf die Chinasee beschränkt. Die anderen Glieder der *colus*-Reihe sind durch die indo-pacifische Provinz zerstreut. *F. toreumus* ist nachgewiesen von den Tongainseln in 175° w. L. von Greenwich, sodann zusammen mit *F. longicaudus* bei Mauritius. *Cyrtulus serotinus*, das phylogerontische, gealterte Glied der Reihe, lebt an den Marquesas unter 140° w. L. Zur Erklärung dieser Verbreitung nimmt Grabau an, dass die Reihe in Europa entstand, nach Centralamerika wanderte, den Isthmus von Panama kreuzte, als er im Miocän oder Pliocän untergetaucht war und dann über den Pacific weg in die indisch-pacifische Region eindrang. Er hält aber auch die Möglichkeit offen, dass die Wanderung von Europa aus gleichermassen nach Westen und Osten erfolgte, in welchem Falle die fehlenden Glieder in Südosteuropa und Südasien noch nachzuweisen wären.

In den anderen Formenkreisen häufen sich die Schwierigkeiten noch mehr. Die *F. tuberculatus*-Reihe ist ganz modern, von der *F. colus*-Reihe abgezweigt, vermuthlich von *F. toreumus*. *F. tuberculatus* lebt an der ostafrikanischen Küste, an den Inseln des Rothen Meeres und in Australien bei Queensland. Nördlich reicht der Zweig bis Japan, *F. nodosoplicatus* und *F. perplexus* mit ihren Varietäten. Von diesen soll sich *F. distans* an den Philippinen abgelöst haben. Dieselbe Species aber lebt mit ihrem Abkömmling *F. closter* an den Antillen (Marguerita). Grabau denkt entweder an Verbreitung um Südafrika herum oder durch den Pacific über den Isthmus von Panama. Die hohe Aehnlichkeit der westindischen und der philippinischen Form sollen mehr auf jüngere Verbreitung deuten.

Digitized by Google

Ein anderes Glied dieser Reihe, der grosse *F. longissimus,* ist durch den Indic und Pacific verbreitet; das entwickeltste Glied, *F. undatus,* geht von Ceylon bis Tahiti über 130°.

Zu dieser Gruppe gehören die derben Formen, für die *F. Beckii. F. laticostatus* und *F. nicobaricus* typisch sind, sie reichen von Ceylon bis zu den Liu-kiu-Inseln.

Die Reihe des *F. australis* dürfte von der des *F. tuberculatus.* speciell von *F. distans*, abstammen, umgekehrt *F. marmoratus* auf *F. australis* zurückgehen. Ihr Hauptterritorium ist Australien, ferner die indopacifischen Gewässer und das Rothe Meer.

Dem *F. marmoratus* steht *F. brasiliensis* nahe, von der brasilianischen Küste in 21° s. Br., Florida und Suez. Er soll, wohl gleichzeitig mit *F. distans,* um Südafrika herumgewandert sein.

F. Dupetit-Thouarsii mit seinen Formen, die von der Var. *nodosus* aus sich mannigfach verzweigt haben sollen, ist nach Grabau auf die Westküste von Amerika beschränkt. Allerdings sind Zweifel nicht ausgeschlossen, ob es nicht auch eine ostindische Art giebt. Sonst ist der nächste lebende Verwandte *F. novaehollandiae* von Australien und Tasmanien. Möglicherweise ist *F. Gabbi* im tropisch-amerikanischen Tertiär der Vorläufer, über den allerdings unvollständige Erhaltung kein abschliessendes Urtheil erlaubt. Dann wäre die Wanderung über den Isthmus von Panama wieder in's Miocän zu verlegen.

Endlich kommen alternde, phylogerontische Formen. *Cyrtulus* Hinds ist eine recente Form, die als typischer *Fusus colus* einsetzt, in den beiden letzten Umgängen aber nicht nur alle Oberflächenstructur einbüsst, sondern auch die regelrechte Gestalt verliert, den Sipho verkürzt u. s. w., wodurch sie einer *Melongena* ähnlich wird. Unter den fossilen Formen wird eine grosse Anzahl als Clavilithoide zusammengefasst, mit den Gattungen *Clavellofusus* n. g., *Clavilithes* Swainson. *Rhopalithes* n. g. und *Cosmolithes* n. g. Bei *Clavellofusus* misst die Protoconcha wie bei *Cyrtulus* zwei bis drei Umgänge, d. h. weniger als bei *Clavilithes,* doch ist sie in Einzelheiten von dessen Apex abweichend. Sonst ist die Aehnlichkeit mit *Cyrtulus* gross, wiewohl beide Formen einen anderen Ursprung haben sollen. *Cyrtulus* gehört dem Pacific. *Clavellofusus* dem Pariser Eocän an. Für *Clavellofusus* kann als charakteristisch gelten, dass die eine der beiden neuen Arten von Cossmann als *Clavilithes deformis* var. beschrieben wurde. Von *Clavilithes* wird eine lange Reihe von Species erörtert und ein Stammbaum aufgestellt. Er setzt ein im Untereocän von Paris, wo er sich durch das ganze Eocän hindurch weiter entwickelt; er greift im Mitteleocän nach den Golfstaaten von Nordamerika über, wo er sich bis zum unteren Oligocän fortsetzt; im oberen Eocän finden wir einen Zweig auch in England, und der *Cl. egregius* des unteren Oligocän setzt von dort aus auch nach Norddeutschland über. *Rhopalithes* beginnt mit einem Apex von wenig mehr als einem Umgang, der in der distalen Hälfte nur gerippt ist. Die Schale

Digitized by Google

wird dann, gestreift und gerippt, *clavilithes*artig, die Spindel hat zwei oder mehr schräge Falten. Bei *Rh. Japeti* hat der letzte Umgang eine stark vorspringende obere Kante, die korkzieherartig hervortritt. Die Arten gehören dem älteren Tertiär von Frankreich und Italien an. *Cosmolithes* unterscheidet sich von *Rhopalithes* namentlich durch die kleine, niedrige, naticoide Protoconcha, die ausserdem gut gegen die übrige Spira abgesetzt ist. Ein halbes Dutzend Arten aus dem Eocän von Frankreich.

Bei der Erörterung der Verbreitungswege kommt Grabau zunächst dazu, die Wanderung in tiefem Wasser auszuschliessen, denn die Gattung gehört streng der Littoralfauna an, bis höchstens 200 m Tiefe (Hundertfadenlinie). Ebenso war die Verbreitung entlang der nördlichen atlantischen und pacifischen Küste unmöglich, zum mindesten in den jüngstverflossenen Perioden, denn *Fusus* beschränkt sich scharf auf tropische und subtropische Gegenden. Somit bliebe bloss die active Wanderung in einem meroplanktonischen Veligerstadium. Doch wissen wir von der Entwickelung gar nichts. Sollte sich die ganze Ontogenese in den Eikapseln abspielen, so hätte man anzunehmen, dass diese, etwa an losgerissenen Tangstücken, durch die Strömungen rings um den Aequator verschleppt wären.

Aehnlich verwickelt erscheint dem Verfasser die Entwickelung und Verbreitung der eocänen fusoiden Schnecken. In Amerika lebten damals keine echten *Fusus*, nur fusoide Formen. *Falsifusus* dürfte von *Pleurotoma* abstammen, ebenso *Levifusus*. *Euthriofusus*, in Bezug auf die Structur die Parallele zu letzterem Genus, geht wohl auf die eocänen pseudofusoiden Formen des Pariser Beckens zurück. *Fulgurofusus*, der eocäne Verwandte von *Fulgur*, mag von *Fasciolaria* sich herleiten, ebenso *Heilprinia*, die im Miocän sich auf beiden Seiten von Mittelamerika ausbreitete. *Fusus serratus* Desh. und *F. uniangularis* Desh. vom Pariser Eocän gleichen der amerikanischen Pseudofususform. Doch will das Grabau bisher auf unabhängige Parallelentwickelung zurückführen. Er hält einen Austausch der verschiedenen Faunen für unwahrscheinlich, trotzdem auch clavilithoide Formen beiden gemeinsam sind, denn auch diese sollen nur Producte paralleler Schöpfung sein. Der lebende *Cyrtulus serotinus* ist mit den Pariser *Clavilithes* ebenso nahe verwandt, als die fossilen Amerikaner; und doch soll er mit ihnen nichts zu thun haben, sondern zu einem ganz anderen Zweige gehören. Der Apex und die Jugendschale der amerikanischen und der Pariser Clavilithoiden soll eben, da sie verschieden sind, auch die Verschiedenheit der Reihen bedingen.

Clavellofusus vom unteren Eocän dürfte eine phylogerontische Form sein vom eocänen *Fusus*. Ihm könnte *Clavilithes rugosus* entsprosst sein. Doch könnte *Clavilithes rugosus*, die Stammform der Reihe, auch unabhängig direct auf eocäne *Fusus* zurückgehen.

Der abgeschlossene Charakter (provincial character) des Pariser Beckens soll durch die Verschiedenheit seiner *Clavilithes* besonders be-

Digitized by Google

zeugt werden. Keine von ihnen findet sich unverändert in England wieder. Hier muss eine Barriere, wenn auch keine unübersteigliche, gewesen sein. Die Formen, die sie überschritten, wurden modificirt oder degenerirt. Die Ursache ist vermuthlich in verschiedener Beschaffenheit des Grundes zu suchen. Das norddeutsche Oligocän differirt weniger von dem englischen.

In Frankreich und Amerika bildeten sich dann in Bezug auf secundäre Speciesmerkmale parallele Reihen. In Frankreich entstanden noch zwei Reihen phylogerontischer fusoider Gastropoden, die auf *Fusus* zurückgehen, *Rhopalithes* mit dem typischen Protoconch von *Fusus* und mit abgeflachter Spindel, und der auf das französische Eocän beschränkte *Cosmolithes*, dessen Apex mehr an *Clavilithes* erinnert.

Hier möchte ich nun mit meiner eigenen Auffassung einsetzen. Die Erklärung liegt für alle Einzelheiten in der Pendulationstheorie. Man hat nur nöthig, worauf ich schon hinwies, die Betonung der Protoconcha oder des Apex zurückzudrängen, da es sich um eine secundäre Erwerbung handelt. Da die Schnecken auf's Land zurückgehen, schliesst sich auch ihre Verbreitung den Continentallinien an. Die Entstehung aller Typen fällt unter den Schwingungskreis, der die stärksten Veränderungen bedingte und soweit in erster Linie schöpferisch wirkte. Es ist doch kein Zufall, dass der Amerikaner den Ausgangspunkt nach Europa verlegt hat, und zwar unter den nördlichsten Punkt, an dem die Gattung gefunden worden ist, nach England unter den Schwingungskreis. Wir befanden uns damals in polarer Schwingungsphase, d. h. Südengland lag noch nahezu in den Tropen und bewegte sich gegen den Nordpol. So erklärt sich ohne Weiteres die Kette von England über Deutschland, Wien und Italien bis zu den heutigen Mittelmeerformen. Unter diesen sind wieder die Arten *F. provençalis* und *syracusanus* nach dem Meridian geordnet. Bei weiterer Pendulation nach Norden wichen die Formen jedesmal von uns aus nach Westen und Osten auf den ihnen zukommenden tropischen oder subtropischen Breitengraden aus und machten endlich an entsprechenden Küsten Halt. Der von Grabau geführte Nachweis, dass unsere ältesten Formen bereits während des Eocäns nach Westindien wanderten, genügt vollständig, die entsprechenden Wanderungen auch nach Ostasien und Australien zu erklären. Thiere, die an der Grenze der Tropen im seichten Littoral leben, können den Aequator jedenfalls kreuzen, ohne unter die untere Grenze des Littorals, 200 m, hinabzutauchen. So erklärt sich einerseits das Vorkommen einer Art etwa an Florida und Südbrasilien, entsprechend Japan, Philippinen und Australien. Wie vorsichtig man aber mit den Tiefenangaben sein muss, beweist die Thatsache, dass *Fusus bifrons* nach Sturany im Rothen Meere über 400 m hinabgeht. Die Ueberschreitung des Isthmus von Panama behält ihre Erklärung wie bisher. Aber die Uebereinstimmung zwischen centralamerikanischen und ostindischen oder ostasiatischen Arten beruht keineswegs auf einer Larvenwanderung um Südafrika herum, wie-

Digitized by Google

wohl die Larven quer durch den Indic und die Südsee, von Mauritius bis zu den Tongainseln, gewandert sein könnten; denn hier haben wir's mit jenen Küstenlinien zu thun, die vom Ostpol aus westwärts die südasiatische Küste nach Süden, ostwärts die nordaustralische nach Norden über Neucaledonien nach Neuseeland vorschoben — die geläufige Rechnung der Zoogeographie. Alle diese Dinge machen nicht die geringste Mühe mehr, das Gross aller Prosobranchien bestätigt die Auffassung, das Rothe Meer zeigt noch den Weg an, der von Europa nach dem Ostpol führt. Selbstverständlich müssen während der Eiszeit die Mediterranformen nach dem Süden des Mittelmeers zusammengedrängt worden sein, wofür die pliocänen Reste auf Sicilien beweisend sind. Die von Grabau betonte Uebereinstimmung der alttertiären *Fusus*-Formen von Südengland und Norddeutschland, die Differenz aber gegen Frankreich hat mit etwaigen Barrieren oder bequemeren Verbindungswegen gar nichts zu thun, sondern allein mit der gleichen oder verschiedenen geographischen Breite. Endlich finden auch die alternden, phylogerontischen Formen ihre genügende Aufklärung. Lässt man die Protoconcha als nachträgliche känogenetische Erwerbung beiseite, so rücken sie zunächst alle auf eine Wurzel zusammen. Wahrscheinlich sind sie Glieder, die degenerirten, sobald sie von der continuirlichen Entwickelungslinie, geographisch genommen, abgesprengt und isolirt wurden, mochte die Abschwenkung klein oder gross sein. Interessant ist jedenfalls die Beschränkung von *Cyrtulus*, der einzigen recenten Form aus diesem Kreise, auf die Marquesa's; denn diese bilden die äusserste Nordostecke der ältesten nachweislichen australischen Continentallinie.

Fam. Mitridae und Marginelliden (LXII 2—4).

Zittel fasst beide Familien mit den Volutiden zusammen, Fischer trennt alle drei. Die Spindelfalten rechtfertigen wohl die verschiedensten Auffassungen.

Mitra, mit mehreren hundert vorwiegend tropischen Arten, tritt in unserem Tertiär auf.

Mitreola s. *Strigatella*, von der Kreide bis zu französisch-englischem Eocän.

Plochelaca, im Miocän von St. Domingo.

Turricula, mit über 180 recenten tropischen Arten, fossil in der mittleren Kreide und dem Tertiär von Italien.

Conomitra, im Eocän von Europa und Amerika.

Cylindromitra s. *Cylindra*, im siebenbürgischen Miocän, nach dem Ostpolgebiet verschoben: Rothes Meer bis Pacific, Philippinen, Australien.

Wie bei diesen Formen der Weg vom Schwingungskreis angedeutet ist, so deutet die recente

Imbricaria von den Philippinen, Polynesien, dem Cap und den Galapogos durch ihre Verbreitung auf europäischen Ursprung.

Marginella, mit ca. 200 recenten Arten in den warmen Meeren, einigen auch noch im Mittelmeer, findet sich, nicht häufig, im Eocän

Digitized by Google

von Mitteleuropa und Nordamerika, sowie von Australien, d. h. von dem Quadranten mit gleicher Pendulationsphase.

Persicula zeigt ihre europäische Abstammung durch ihre Verbreitung: Mittelmeer, Senegambien, Brasilien, Antillen. Die Untergattung *Gibberula* hat auch ihr fossiles Document auffinden lassen: Mittelmeer, Pacific, Senegambien, Antillen; italienisches Pliocän.

Cystiscus, nur recent bekannt, ist nach den drei Richtungen gegangen: Pacific, Cap, Antillen.

Pachybathron, möglicherweise zu den Cassiden gehörig, hat sich symmetrisch eingestellt an den Antillen und im Indic. Man kann dazufügen, dass im Westen alle diese Formen erst an den Antillen anlangten, nachdem sich, wie man annimmt, im Miocän die Verbindung zwischen Nord- und Südamerika hergestellt hatte.

Fam. Volutiden (LXII 5—13).

Volutomitra, recent arctisch und antarctisch, fossil im europäischen Neogen, doch kaum sicher von *Mitra* zu unterscheiden.

Cryptochorda s. *Harpopsis*, bei Zittel unter den Harpiden, Eocän: die einzige Art ist im Pariser Becken sehr häufig. Darf man aus der Zwischenstellung geographisch-phylogenetische Beziehungen folgern? Fischer will daran anknüpfen

Zidona, mit einer recenten Art an der patagonischen Küste.

Provocator, Kerguelen.

Wyrillea, abyssisch an der Crozet-Insel, also drei weit nach Süden verschobene Formen.

Vetus, mit 20 lebenden Arten an der afrikanischen Küste und im Ostpolgebiet, im Pliocän von Algier.

Voluta selbst, mit über 100 in den Tropen lebenden Arten und etwa doppelt so viel fossilen, wird sehr verschieden gegliedert, indem *Volutilithes* bald als Untergattung, bald als selbstständige Gattung genommen wird u. dergl. Die Formen tauchen in der mittleren Kreide auf und culminiren im Eocän, wo aber *Volutilithes* noch mehr vorherrscht. Die fossilen Formen stehen meist an Grösse zurück. Fischer theilt etwa so ein: Acht Sectionen bilden die Gattung im engeren Sinne. Dazu die Untergattungen:

Psephaea, Japan, *Fulgoraria*, China, *Harpula*, Indic vom Ostpol.

Aurinia, Florida, Bahama, fossil im europäischen Tertiär. *Volutifusus*, aus dem Tertiär von Carolina, gehört dazu.

Leptoscapha, Eocän von Paris.

Amoria, Australien.

Volutilithes, jetzt mit einer abyssischen Art im Süden von Afrika, in europäischem Eocän, auch in der Gosaukreide (und der indischen?).

Subgenus *Athleta*, Eocän von Amerika, Miocän von Europa.

Hieran schliessen sich eine Anzahl fossile Gattungen:

Volutoderma, Kreide von Europa, Nordamerika und Indien.

Leioderma, Kreide von Mississippi.

Digitized by Google

Ptychoris, indische Kreide.

Volutomorpha, Kreide von New Jersey.

Rostellites, Kreide von Texas. Europäisches Eocän.

Pleioptygma, nordamerikanisches Miocän.

Volutolyria, lebend an den Antillen, fossil in europäischem Eocän.

Lyria, lebend im Ostpolgebiet, fossil in unserer Kreide und im Eocän.

Halia, vielleicht das jüngste Glied, im Pliocän von Oberitalien lebend an der atlantischen Küste von Cadix bis Senegambien.

Für die amerikanischen Voluten stellt Dall folgende Grundzüge fest:

Die Volutiden beginnen in der amerikanischen Kreide. Der directe Vorfahre der an der Ostküste lebenden *Scaphella* findet sich im Eocän von Vicksburg. Conrad hat ihn als *Caricella* beschrieben, doch handelt es sich um eine echte *Voluta* aus der Gruppe der *V. junonia*. *V. Newcombiana* aus dem Eocän von Alabama erinnert an *V. angulata* und hat keinen recenten amerikanischen Vertreter. *V. demissa* erinnert durch ihren Apex an *Aurinia*. Das Miocän enthält zwei Arten von *Scaphella*. Die eine, *V. Treuholmii,* ähnelt der *V. demissa*, ist aber viel grösser. Sie reicht bis ins Pliocän. Eine Varietät vermittelt zwischen ihr und der lebenden *V. junonia* von Florida. Dazu kommt eine sehr veränderliche Gruppe aus dem Miocän von Maryland, *V. mutabilis,* ein Seitenzweig der vorigen, der wieder besondere Varietäten im Pliocän von Südcarolina hinterliess. Recente Vertreter dieses Zweigs sind *S. dubia, gouldiana* und *robusta*. Die echten Voluten vom Typus der *V. musica* erscheinen im Eocän, und zwar ist *V. mississipensis* Conrad identisch mit *V. costata* Sowerby aus englischem Eocän. Diese kleinen Arten, den recenten *Lyria* ähnlich, stammen von *Volutilithes* ab. Sie verzweigen sich im Miocän, wo sie theils klein bleiben, theils gross werden. Aus dem Pliocän fehlen die Nachweise; jetzt leben *V. musica* und *V. virescens* im Golf von Mexico. *Lyria,* von den miocänen Formen nicht zu trennen, bewohnt die Westküste des subtropischen Amerikas; *Voluta* s. *Scaphella* ist zwar nördlich von Chile nicht bekannt, dürfte aber in der Tiefe zu finden sein. Die einzige Art von Alaska, *V. Steevensii,* ist nahe verwandt mit der eocänen *V. Newcombiana*, noch näher mit der *V. Lamberti* aus dem englischen Crag.

Fam. Harpidae (LXII 1).

Harpa recent in den Tropen, fossil in unserem Eocän, in dem sich auch die Untergattung *Silia* findet.

Fam. Olividae (LXII 14, 15).

Fischer gliedert hier wieder schärfer als Zittel.

Oliva, jetzt in den warmen Meeren, fossil in unserem Eocän und Miocän.

Olivancillaria d'Orb., in unserem Tertiär, jetzt an der Ostküste von Südamerika, die Untergattung *Lintricula* von Brasilien und Patagonien, *Agaronia* an der afrikanischen Westküste.

Digitized by Google

Olivella, jetzt an der Westküste von Afrika und Amerika, den Antillen, Brasilien, fossil in der Kreide von Californien.

Ancilla, jetzt tropisch, vorwiegend im Ostpolgebiet, fossil bei uns in der Kreide und im Eocän; eine Menge Formen, die eine beredte Sprache reden.

Wenn die ganze Gruppe der Rhachiglossen sich beinahe restlos auf unsere jüngsten mesozoischen und älteren tertiären Schichten unter dem Schwingungskreise zurückführen lässt, so dass man bei Lücken getrost behaupten darf, wo man die Vorläufer noch zu suchen habe, so fällt mehrfach, wie auch gelegentlich bei anderen Gruppen, eine Inconsequenz auf, insofern als eine Anzahl von Formen von den Amerikanern als cretaceisch angegeben werden, die bei uns erst im Eocän auftauchen, während es nach dem Beispiel der übrigen umgekehrt sein müsste. Ich vermuthe, dass es sich in Amerika um eine falsche Bestimmung der geologischen Stufe handelt, wie denn die Festlegung sämmtlicher Formationen ausserhalb Europas nothwendigerweise auf sehr unsicherer Grundlage beruht. Näheres s. u.

X. Die Toxoglossen.

Ueber die Abstammung der Toxoglossen lassen sich wohl am wenigsten gesicherte Hypothesen aufstellen. Das Gros lebt in den Tropen, einige Gattungen aber in den kalten Meeren. Gerade von diesen fehlen Versteinerungen. Sie müssten sich wohl weiter nördlich in den spärlichen Pliocänschichten finden.

Fam. Cancellariiden (LXII 16).

Cancellaria, jetzt tropisch, vereinzelte Formen schon in der Kreide, sonst im Tertiär.

Admetopsis, in der Kreide von Utah.

Admete, recent, nordisch.

Fam. Terebridae (LXII 17).

Terebra, jetzt reich in den Tropen entwickelt, fossil in unserem Tertiär. Vielleicht gehört *Fusus cingulatus* aus der Gosaukreide hierher.

Fam. Pleurotomiden und Coniden (LXII 18—29).

Wiederum zwei Familien, die von manchen getrennt gehalten werden. Die Pleurotomiden stehen einerseits den Terebriden nahe und sind andererseits durch Zwischenformen (*Conorbis*, *Cryptoconus*) mit den Coniden verbunden. Hauptunterschiede liegen in der glatten oder mit einem fast schlitzbandähnlichen Kiel versehenen Spira. Dall hält ihn mit Recht für ein technisches Verstärkungsmittel. Die Unsicherheit der Eintheilung ergiebt sich am einfachsten aus Zittels Gruppirung in Formen mit einem Deckel, der die Spira an der Spitze, solche mit einem Deckel, der sie in der Mitte des Vorderrandes hat, solche ohne Operculum und endlich solche, bei denen es unbekannt ist. Er sieht sich also ausser Stande, ein durchgreifend bekanntes Merkmal herauszufinden.

Digitized by Google

Pleurotoma s. str., recent in den Tropen, bei uns in der Kreide und im Tertiär. Subgenus *Ancistrosyrinx* Dall, an den Antillen.

Genotia (*Genota*), jetzt westafrikanisch, fossil in französischem Tertiär. Dazu *Pseudotoma*, Miocän von Piemont.

Oligotoma, Miocän von Oesterreich.

Dolichotoma, Pliocän von Italien.

Cryptoconus, Eocän von Paris.

Als recente Formen schliessen sich an:

Pusionella, Westafrika.

Columbarium, Ostpol: China bis Australien, Westpol: Panama.

Clavatula, jetzt westafrikanisch, fossil in unserem Tertiär, besonders Eocän.

Surcula, jetzt nach Osten verdrängt im Indic, in unserem Tertiär, das Subgenus *Clinura* im piemontesischen Miocän.

Borsonia, recent abyssisch an den Antillen und Brasilien, fossil in unserem Eocän. Dazu *Rouauldia*, in Kreide und Neogen.

Drillia, jetzt in den Tropen weit verbreitet, besonders in tieferem Wasser (s. o.), bei uns miocän, dazu amerikanische Kreide.

Bela, in kalten Meeren, bei uns im Miocän und Pliocän. Dazu *Belomitra* mit einer abyssischen Art im Atlantic. Die eocäne *Etallonia*, die Fischer hierher stellt, wird von Zittel zu den Tectibranchien (*Actaeon*) gerechnet.

Mangilia, die deckellosen Pleurotomen, jetzt kosmopolitisch, in Eocän und Miocän. Dazu *Aphanitoma* vom Eocän, Miocän und Pliocän. *Clathurella*, Eocän.

Daphnella, recent tropisch und Pliocän.

Raphitoma, Neogen, Oligocän.

Atoma, Miocän.

Conorbis, dessen Spira dem letzten Umgange fast an Höhe gleicht, im Eocän und Oligocän.

Conus, recent tropisch, doch noch bis ins Mittelmeer reichend, reich in unseren jüngeren Tertiärschichten. Die Formen der mittleren Kreide hält Fischer für unsichere jurassische; die man früher hierher zog, haben die inneren Theile des Gewindes nicht durch Resorption verdünnt und wurden daher zu den Actäoniden verwiesen.

Uebersicht.

Bei der Berechnung der Faunenverschiebungen, die in der geologischen Vergangenheit stattgefunden haben, stossen wir auf eine grundlegende Schwierigkeit. Die historische Schichtenfolge ist zunächst in Mitteleuropa festgestellt worden. Das Alter einer Schicht ausserhalb dieses Gebiets wird bestimmt nach den Lebewesen, die sie einschliesst; sie gilt als gleichalterig mit derjenigen Schicht Europas, mit der sie in dem höchsten Procentsatz an Versteinerungen übereinstimmt. Eine solche

Digitized by Google

Determination verstösst aber scharf gegen den sonst, seit Lyell, von der Geologie befolgten Grundsatz, die Verhältnisse der Vergangenheit lediglich aus denen der Gegenwart zu erklären. Als ob jetzt die Erde überall oder doch unter denselben Breitengraden mit gleicher Wärme die gleiche Fauna aufwiese, da doch z. B. die von Australien noch zum guten Theil im Tertiär oder in der Kreide steckt. Nach diesem Grundsatz beurtheilt, hatte die Erde zu allen Zeiten, soweit wir Versteinerungen kennen, eine local verschiedene Fauna, und das, was wir jetzt als gleichalterige Schichten zu betrachten pflegen, bedeutet nichts Anderes als die Reste einer Thierwelt, die nach Art einer Welle über die Erde dahinglitt. Selbstverständlich ist es bis jetzt, wo die ganze Altersbestimmung nach der alten Methode geschieht, unmöglich, eine durchgreifende Correctur vorzunehmen und ihre Tragweite abzuschätzen. Nur an einer Stelle erscheint es leichter, das ist bei der Kreide, insofern dabei nicht etwa an unseren Quadersandstein, sondern an die Foraminiferenanhäufung gedacht wird. Den Gesetzen der Kalkabscheidung zufolge kann sich diese Fauna nur in wärmerem Wasser zu solchem Reichthum entwickeln, dass ihre abgestorbenen Schalen unterhalb des Littorales ansehnliche Ablagerungen bilden. Nun ist es aber klar, dass nach der Pendulationstheorie bei äquatorialer Schwingung die südlichen Theile Nordamerikas eher in das Warmwassergebiet untergetaucht wurden, als Mitteleuropa, und dass sie sich umgekehrt noch in diesem Gebiet befanden, während wir, in polarer Phase im Tertiär, schon wieder heraus waren. So konnte sich bei uns das Eocän ablagern, während jenseits des Atlantic gleichzeitig noch Kreide gebildet wurde. Und es liegt nahe, den amerikanischen Ablagerungen cretaceisches Alter zuzusprechen, während man die gleichzeitig gebildeten europäischen Schichten als Eocän bezeichnet. Ich vermuthe, dass auf diesem Verhalten die oben betonte Dissonanz beruht, wonach eine Reihe Formen in Amerika bereits in der Kreide vorhanden sein, bei uns aber erst im Tertiär auftreten sollen, während doch alle übrigen Thatsachen den umgekehrten Hergang anzeigen. Es mag genügen, den Gedankengang bis hierher zu verfolgen. Seine Consequenzen passen genau so für die indische Kreide. Aehnliche Folgerungen, jüngere Schichten betr., s. o. Paludinidae.

Eine Bemerkung ist vielleicht angebracht über die Landbrücken. Dass eine solche im Tertiär Europa mit Amerika verband, gilt als sicher. Nach der Pendulationstheorie muss auch sie als beweglich angesehen werden; abgebrochen wurde sie wahrscheinlich erst im Diluvium. Umgekehrt wird man kaum allzuweit im Tertiär zurückzugehen haben, um das Rothe Meer mit dem Mittelmeer in Verbindung zu setzen; es liegt nahe, dass damit dem letzteren das wärmere Wasser des Rothen Meeres zugeführt wurde, was auf die Fauna kaum ohne Einfluss bleiben konnte. Immerhin darf man ihn zunächst nicht zu hoch anschlagen, solange die Pendulationstheorie allein schon als Erklärungsprincip ausreicht. Wohl aber darf man betonen, dass sich die Verbindungen nach Amerika wie

Digitized by Google

nach Südasien in den verschiedenen Schwingungsphasen nicht constant verhielten, sondern abwechselnd öffneten und schlossen. Damit hängt es wohl zusammen, dass wir eine fossile Form Mitteleuropas bald nur nach Westen, bald nur nach Osten verschlagen finden, während andere beiderseits auswichen. Für die Westküste Afrikas kommt entsprechend die abwechselnde Trennung und Verbindung der Säulen des Hercules in Betracht.

Die Westküste Amerikas macht in ihrer Besiedelung von Europa aus insofern keine Schwierigkeit, als jetzt ganz allgemein der Zusammenschluss von Nord- und Südamerika erst im Miocän angenommen wird, d. h. Panama kam unter Wasser während unserer Südlage bei starkem Vorschreiten der äquatorialen Schwankung. Früher mögen sich Trennung und Verbindung wiederholt haben.

Für das Ostpolgebiet haben kürzlich erst die Vettern Sarasin eine Reihe Landbrücken im malaiischen Archipel nachgewiesen, die nicht gleichzeitig auftraten. Hier erwächst die Vorstellung, dass den Zuwanderern zu verschiedenen Zeiten verschiedene Wege, bald nach den Philippinen und Japan, bald nach Australien, bald, alten Festlandsrändern folgend, nach den Südseeinseln oder Neuseeland offen standen.

Dass die Hawaii-Inseln einst landfest waren, hat schon Wallace aus pflanzengeographischen Thatsachen geschlossen.

Die Aleutenkette und die Beringstrasse haben sich nach der Auffassung amerikanischer Geologen erst spät im Pliocän und Pleistocän geöffnet; die Zuwanderung arctischer Formen in den Nordpacific ist daher, wenigstens für die letzte polare Schwingungsphase, erst in diese Zeit zu versetzen.

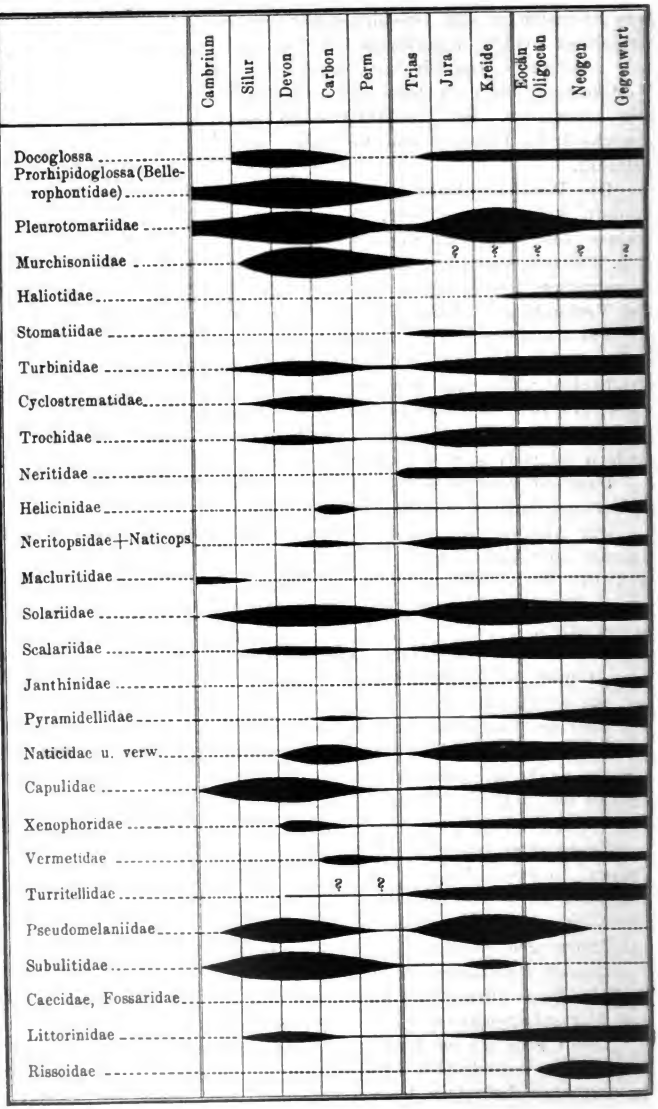
Die antarctischen Verbindungen sind am wenigsten geklärt. Darüber s. o. Immer aber bleibt bei ihnen Afrika ausser Betracht, es handelt sich nur um den Zusammenhang zwischen Patagonien und Neuseeland-Australien über den Südpol hinweg, dessen Land wohl zu anderer Zeit eine andere Lage hatte. Die Verbindung hat nur für verschwindend wenige Formen, z. B. für *Struthiolaria*, Bedeutung. Am wenigsten Wahrscheinlichkeit hat wohl die Annahme eines Continentes, der breit durch die Südsee hindurch Australien-Neuseeland mit Chile verbunden hätte.

Zu beachten ist noch, dass die Pendulation mit ihren verschiedenen Phasen, in denen Palaeozoicum und Mesozoicum einen ersten grossen Ausschlag nach Nord und Süd, Tertiär und Gegenwart einen zweiten ebensolchen bilden, vermuthlich bei jenem ersteren ähnliche Verbindungen und Trennungen schuf, wie wir sie mit etwas mehr Bestimmtheit während des zweiten construiren. Daher mögen auch der paläozoischen Fauna ähnliche Wege offen gestanden haben, wie der jüngeren. Doch kommt man hier naturgemäss über allgemeine Andeutungen nicht hinaus.

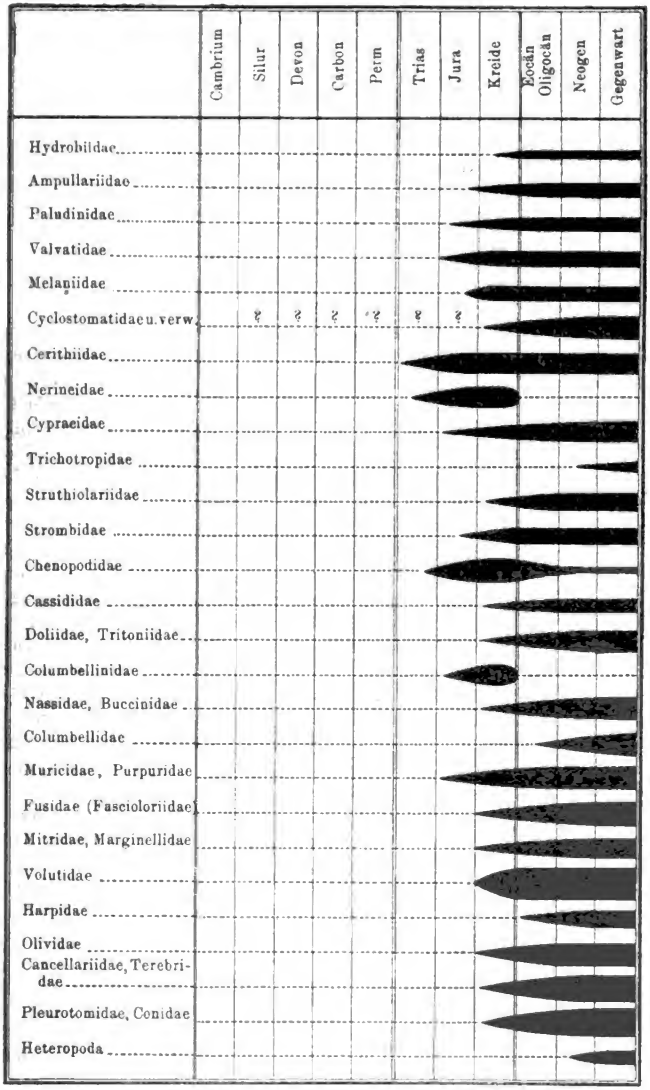
Damit gehe ich ins Einzelne.

Auf der umstehenden Tabelle habe ich die graphische Darstellung des zeitlichen Auftretens der Vorderkiemer versucht. Sie ist in mancher

Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Hinsicht anders ausgefallen als bei Zittel. Den Vergleich überlasse ich dem Leser. Auffallend ist in erster Linie die starke Abnahme beinahe aller Gruppen am Ende der paläozoischen Periode, ein Punkt, der in früheren Darstellungen meist nicht genügend zum Ausdruck kommt. Koken z. B. giebt in den Leitfossilien für die Stufen, die er zusammenfasst, ungefähr gleich starke Capitel von den Gastropoden, für Cambrium und Untersilur 10 Seiten, für Obersilur 8 Seiten, Devon 12 Seiten, Carbon und Perm 10 Seiten u. s. w. Untersucht man aber den letzteren Abschnitt genauer, so kommen fast sämmtliche Formen auf den Kohlenkalk, auf die Dyas dagegen nicht mehr als zwei!

Dem entspricht der allgemeine Charakter der Dyas. Credner (Grundzüge der Geologie) kennzeichnet das Rothliegende folgendermassen: „Die verhältnissmässig formenarme Fauna und Flora des Rothliegenden hat sich einen ausgesprochen paläozoischen Charakter bewahrt, schliesst sich auf das engste an jene des carbonischen Zeitalters an und repräsentirt gewissermassen die letzten Reste und Nachzügler der dahinschwindenden paläozoischen organischen Welt.“ Vom Zechstein aber heisst es: „Die Gastropoden sind in der Zechsteingruppe nur durch wenige Gattungen (namentlich *Turbo, Pleurotomaria, Loxonema, Natica, Dentalium*) und etwa 20 Arten, sowie durch spärliche, unansehnliche und kleine Individuen vertreten. Gleichzeitig verschwinden die in der carbonischen Periode noch so reichlichen Cephalopoden fast vollständig, so dass man bis jetzt nur zwei Repräsentanten derselben in dem deutschen Zechstein und nur wenig mehr Arten in dem amerikanischen und russischen Perm kennt, welche den Gattungen *Nautilus, Orthoceras* und *Cyrtoceras* angehören. Die Trilobiten, deren nahes Erlöschen in dem carbonischen Zeitalter bereits vorbereitet wurde, sind in der folgenden, also permischen Periode vollständig ausgestorben. Gerade diese Armuth an Cephalopoden, sowie das vollständige Fehlen der Trilobiten sind wohl mit die hervorstechendsten Eigenthümlichkeiten der Zechsteinfauna.“ Man kann betonen, dass die höchste Armuth wieder unter den Schwingungskreis fällt. Wir erhalten also im Perm eine gähnende Leere. Sie entspricht aufs deutlichste der durch die Pendulation bedingten nördlichen Lage.

Die Tabelle müsste, streng genommen, eine zweite solche Lücke aufweisen, im Diluvium, das man aber gewöhnlich bei der Aufstellung nicht berücksichtigt, wohl deshalb, weil der hohe Reichthum wärmerer Meere, der sich uns jederzeit herandrängt, die Armuth der kalten Regionen weniger zum Bewusstsein bringt. Diluvium und Alluvium verwischen sich für unseren Blick noch vielfach. Ein Paläontologe späterer Zukunft wird hier wohl auch schärfer sondern. Immerhin würde der Versuch einer schärferen graphischen Darstellung des Neogens unter besonderer Berücksichtigung des Diluviums, bez. des Crags, von hohem Interesse sein. Für die meisten Gruppen würde die Lücke ähnlich hervortreten. Gleichwohl würde sie weniger auffallend sein, da wir sie jetzt auch durch grosse Formen, wiewohl aus wenigen Familien, namentlich

Digitized by Google

Bucciniden und Volutiden, überbrückt finden würden. Derartige fehlten im Perm noch ganz.

Die Erklärung ist leicht genug: Die paläozoische Prosobranchenfauna war wärmebedürftig und stenotherm, wie denn jetzt noch bei weitem der höchste Gastropodenreichthum in die Tropen fällt; bei der jüngeren Fauna bildet sich Eurythermie aus, so dass auch grosse Formen das kalte Wasser nicht scheuen. Das Gesetz ist das gleiche, das für die recenten Landdeckelschnecken gilt (s. o.). Und hier mag, zugunsten weiterer Ableitungen, besonders betont werden, dass unter den letzteren es besonders zwei Gruppen sind, die als stenotherm sich durch ihre Wiederkehr um den Ost- und Westpol, also durch die Unterbrechung ihres Areals unter dem Schwingungskreis, auszeichnen, die Rhipidoglossen, bez. Heliciniden, und die *Cyclophorus* — *Cyclotus*-gruppe. Andererseits mag die Wärmebedürftigkeit der auf das Ostpolgebiet beschränkten Pupinellen gleich hier hervorgehoben werden.

Als wichtigstes Grundgesetz für das paläozoische Auftreten der Vorderkiemer lässt sich schlechtweg der Satz aufstellen:

Alle Gattungen tauchen zuerst unter dem Schwingungskreis in unserem landreichsten Quadranten, namentlich in Europa, auf.

Die Durchsicht des gesammten Materials stösst kaum auf eine einzige Ausnahme. In erster Linie lässt sich verfolgen, dass alle recenten Formen bei uns ihren Ursprung genommen haben, wobei man höchstens das Zugeständniss zu machen hat, dass die Genera im weiteren Sinne genommen werden müssen. Damit wird zugleich der wichtigste Einwand mit einiger Sicherheit zurückgewiesen. Er wird sich naturgemäss auf die geringe paläontologische Erforschung aller der Länder erstrecken, die ausserhalb unseres Quadranten liegen. Es bleibt selbstverständlich der Phantasie unbenommen, von weiteren Aufschlüssen noch eine beliebige Anzahl neuer fossiler Formen zu erhoffen. Aber da wäre es doch merkwürdig, wenn sich von solchen nichts unter den lebenden fände; daher halte ich mich ohne weiteres zur Zurückweisung des Einwandes für berechtigt. Es verleiht unseren Ausführungen Festigkeit und inneren Zusammenhang, wenn wir noch erwägen, dass die meisten recenten Warmwasserformen unter dem Schwingungskreis im Mittelmeer ihre Nordgrenze haben.

Wir erhalten demnach folgende Faunen:

1. Eine paläozoische Fauna, die in ihren alterthümlichsten Formen bei der polaren Schwankung im Perm ausstirbt, in einigen sich bis zur Trias erhält, in wenigen im Mesozoicum neu aufblüht und bis zur Gegenwart weiterlebt.

2. Eine jüngere mesozoische Fauna, die zum Theil an die paläozoische marine anknüpft, zum Theil aber ganz neue Elemente in sich aufnimmt. Einige Gruppen sterben in der Kreide aus. Die meisten erhalten sich bis zur Gegenwart, wobei es vielfach fraglich ist, wieweit neue Formen später noch vom Lande ins Meer einwandern.

Digitized by Google

1. Charakter der paläozoischen Fauna.

So unsicher das Urtheil über die ältesten Formen naturgemäss ausfällt, so heben sich doch eine Anzahl morphologischer Bildungswege ziemlich deutlich heraus. Sie alle weisen auf das Land zurück. In dieser Hinsicht befinde ich mich in erfreulicher Uebereinstimmung mit dem jüngsten Bearbeiter der cambrischen Fauna, Fr. W. Sardeson (Journ. of Geology, XI, 1903), wenn ich ihm auch sonst nicht durchweg folgen kann. Sardeson geht von einer gestreckt conischen, schwach gekrümmten Urform aus, wie sie etwa bei *Pollicina* oder *Orthonychia* (s. o.) vorliegt. Wenn er sich darin an Lang's bekannte Ableitung der Aufwindung und Asymmetrie anschliesst, so geben doch die Thatsachen der Hypothese nur bedingt recht; denn eine derartige Gestalt wurde höchstens bei pelagischer Lebensweise erreicht, oder aber auf dem Lande an senkrechter Felsenwand, während in den ältesten Docoglossen die Napfform vorliegt. Die Entwickelungsgeschichte zeigt durchweg als erste Schalenanlage entweder eine flache, schwach convexe Platte (*Paludina*, *Vaginula*), oder eine stärker vertiefte, die mehr als die Hälfte einer Kugel umfasst (die meisten Vorderkiemer, Pulmonaten und Hinterkiemer). Und auch das alte Docoglossum *Tryblidium* lässt als Schalenanfang eine solche Form wahrnehmen. In dieser Hinsicht also dürften auch die alterthümlichsten cambrischen Gastropoden keine Ausnahme machen. Man wird unter ihnen etwa folgende Gruppen unterscheiden können:

a. Prorhipidoglossen, mit symmetrischer, exogastrischer Schale, die Bellerophontiden. Der Umstand, dass bei keiner Form der Schlitz oder das Schlitzband bis auf den Apex zurückgreift, deutet auf kleine Urformen ohne diesen Charakter, d. h. auf noch symmetrische Lungenschnecken, wie ja unter den Pulmonaten der Schlitz durchweg fehlt. Beim Untertauchen unter das Meer bildeten sich randständige Kiemen, wie sie die lebenden Pleurotomarien zum Theil noch zeigen, und zwischen den Kiemen der Schlitz. Diese stenothermen Thiere scheinen durchweg ausgestorben zu sein. Ausgezeichnet waren sie meistens durch die vom Nacken nach Nautilusart abgesonderte Schwiele.

b. Docoglossen, mit exogastrischer symmetrischer Schale, aber asymmetrischen Weichtheilen. Die ältesten, *Tryblidium*, sind ausgezeichnet durch die vordere, randständige Stellung des Apex. Sie gehen zurück auf pulmonate Prorhipidoglossen, die beim Eintritt in die Brandungszone ihren Fuss zum Festsaugen verbreitern, damit auf die Schale ebenso einwirken und ihre Umdrehung in die endogastrische Stellung verhindern. Die noch kleine Lunge bleibt erhalten. Die Asymmetrie des Weichkörpers wird erzielt durch die einseitige Ausbildung der Genitalien, bez. der Begattungsorgane, die erst nachträglich durch die Sessilität in der Brandung verloren gingen (*Bathysciadium*, das durch die Brandung hindurch in die Tiefe geraten ist, hat sie conservirt).

Die echten Gastropoden mit endogastrischer Schale zerfallen in eine Anzahl selbstständiger Kategorien.

Digitized by Google

c. Pleurotomariiden, zuerst mit Lunge, dann mit randständigen Kiemen und Schlitzband, nach Massgabe des weit auf die Spira hinaufreichenden Bandes als kleine Formen ins Wasser versetzt.

d. Verwandte, die aber auf grosse terrestrische Ahnen zurückgehen und daher keinen Schlitz entwickeln: *Salpingostoma, Raphistoma.*

Es muss dahingestellt bleiben, an welche von beiden Gruppen sich die Turbiniden und Trochiden anschliessen. Die Frage bleibt ebenso unklar als bei den recenten.

e. Murchisonien, vermuthlich als gestreckte, kleine, etwa pupenartige Formen untergetaucht und dann selbstständig anfangs randständige Kiemen und Schlitzband erwerbend. Der Mangel der Perlmutterschicht deutet etwa einen solchen Weg an.

Hier mag gleich bemerkt werden, dass betr. der gestreckten Formen, der Subulitiden, Chemnitzien oder Pseudomelaniiden und der Littoriniden völliges Dunkel herrscht. Die Beziehungen sind ebenso verschwommen, wie unter den Stylommatophoren bei Clausilien, Buliminiden, Bulimiden, Achatinen etc. Die nächstliegende Vermuthung führt alle diese turmförmigen Schalen auf das Land zurück, wo die charakteristische Gestalt sich am Felsen infolge der Schwere herausbildet. Im Wasser fehlt bei dessen Tragkraft der Anlass. Die Littoriniden bezeugen noch durch ihren Aufenthalt die nahe Beziehung zum Lande, ähnlich wie die Docoglossen.

f. Die Neritopsiden und Naticopsiden knüpfen durch Form und Operculum an die Neritiden an, die, wiewohl paläozoisch noch unbekannt, durch Morphologie und Verbreitung theils hohes Alter, theils ursprüngliches Landleben bekunden.

An diese Gruppe sind wohl die Naticiden anzuschliessen.

g. Die Heliciniden zeigen so recht durch den vereinzelten paläozoischen Fund der *Dawsonella* die muthmasslichen Schicksale der Landschnecken; ohne ihn hätte man nach dem fossilen Vorkommen der Familie erst eine ganz späte Entstehung im oberen Tertiär zu erkennen, trotz Radula und geographischer Verbreitung.

h. Die agglutinirenden Xenophoriden sind vermuthlich von Landschnecken mit der gleichen Begabung herzuleiten: *Helicina agglutinans,* Achatinellen u. a.

i. Dass noch mehr Landdeckelschnecken, und zwar auch grosse Cyclophoriden, im Palaeozoicum vorhanden waren, wird bezeugt durch die hohe Aehnlichkeit zwischen *Cyclophorus — Pterocyclus* und *Oriostoma* s. *Polytropis* de Kon., sowie durch die pedalen Markstränge der ersteren, durch die ihnen hohes Alter gesichert wird. Wenn Sandberger auch einer den Valvaten zugerechneten Form den Namen *Polytropis* zuerkannte, so deutet das wohl auf eine gemeinsame Wurzel der alten und jungen Form; sie wäre auf dem Lande weitergeführt eben in den Cyclophoriden.

Digitized by Google

Auf das Land weisen aber noch mehrere paläozoische Formen zurück durch die Ablenkung ihrer Gehäusemündung und die Lösung und Abrollung ihrer Spira. Während jetzt im Meere ähnliche Unregelmässigkeiten (*Vermetus*, *Coralliophila*) deutlich an früh erworbene Sessilität geknüpft erscheinen, finden sich ähnliche Züge bei freilebenden Formen nur auf dem Lande, wieder als eine Folge der Schwere, hier aber in weiter Verbreitung bei Neurobranchen und Stylommatophoren. Es mag gleich bemerkt werden, dass auch solche kreisförmig verdickte Peristome, wie bei *Cochlearia* und *Scoliostoma*, nur an terrestrische Einrichtungen erinnern.

k und l. Die Solariiden, einschliesslich der Euomphaliden, zeigen bei richtiger Deutung in ihrer Radula eine Erwerbung, die auf dem Lande weit verbreiteter ist als im Meere. Das Ptenoglossengebiss ist nichts Anderes als ein Testacellidengebiss. Ein solches leitet sich aber nicht von der rhipidoglossen Bezahnung ab, sondern diese hat selbst ihren terrestrischen Vorläufer in der Raspel von *Ostracolethe*, deren Zunge dieselben Längsfalten aufweist wie die von *Pleurotomaria*, aber weit zahlreichere, einfachere und gleichmässigere Zähne besitzt. Dieses primitive Stylommatophorengebiss geht sehr leicht in das testacellide über: daher sind die allerverschiedensten Gestalten der Stylommatophoren, anscheinend aus allen Familien, Raubthiere geworden und zu den Testacelliden abgeschwenkt. Zu ihnen gesellen sich im Palaeozoicum die Solariiden und Scalariiden s. Scaliden, die somit gleichfalls vom Lande stammen. Die ältesten Solariiden scheinen wieder vor dem Untertauchen klein gewesen zu sein, weshalb sie im Meere zunächst randständige Kiemen und Schlitzband erwarben, Einrichtungen, deren anfängliche Symmetrie später verloren ging und nur noch durch den Schalenabsatz angedeutet zu werden scheint.

m. Die wunderlichen Macluriten lassen sich mit einiger Sicherheit schwerlich irgendwo anknüpfen. Die Deckelapophysen deuten nur im Allgemeinen auf das Land, etwa auf die Neritiden, mit denen sie Fischer vereint. Die eigenthümliche, gekrümmte und asymmetrisch verschobene Mittellinie des Operculums hat meines Wissens ihre einzige Parallele bei dem Deckel von *Macgillivrayia*, der *Dolium*-Larve, wobei es sich zunächst selbstverständlich nur um eine Analogie handelt. Bei *Macgillivrayia* liegt das Operculum frei auf dem Fussrücken noch fast bilateral-symmetrisch. Jederseits heftet sich die Musculatur an, getrennt durch eine mittlere Leiste, der aussen, genau wie bei *Maclurea*, eine eingesenkte Linie entspricht. Aus dem doppelten Muskelansatz werden sich die beiden Apophysen herleiten: die stärkere Aufwindung des Deckels, welche die anfangs gerade Medianlinie zur Sichel krümmt, wird die Apophysen ungleich gemacht haben.

n und o. Auf ein anderes Princip bei dem Untertauchen, bez. Rückwandern ins Wasser deuten endlich die Capuliden und Pyramidelliden. Beide haben noch jetzt nahe parasitische Beziehungen ledig-

Digitized by Google

lich zu den Echinodermen, und die Verquickung von *Platyceras* mit Crinoiden beweist, dass diese Beziehungen uralt und äusserst conservativ sind. Sie müssen eine tiefere Ursache haben. Ist es da Zufall, dass ich, auf ganz unabhängigen Wegen, dazu geführt wurde, einerseits die Turbellarien eng mit den Gastrotrichen zu verknüpfen, andererseits sowohl die Weichthiere, als die Stachelhäuter von dem gemeinsamen Stamm abzuleiten? Wenn das richtig ist, dann erklärt sich das Zusammenleben der Schnecken mit den Echinodermen einfach durch Chemotaxis, die Schnecken suchten und fanden, untergetaucht, bei ihres Gleichen Schutz und Nahrung (ins Teleologische übersetzt). Somit hätten die Capuliden ihre Sesshaftigkeit durch solche Symbiose erworben und sie auch dann, wenn ihre Nachkommen, ans Salzwasser gewöhnt, wieder frei wurden, bewahrt. Die Pyramidelliden aber, welche die Echinodermen als echte Schmarotzer ausnutzten, hätten hier ihre Radula eingebüsst und sie natürlich auch nachher, wenn ihre Nachkommen selbstständig lebten, nicht wieder erworben. (Selbstverständlich mögen andere Formen auf anderem Wege agloss geworden sein, worüber bisher noch wenig nachgedacht worden zu sein scheint.)

Noch mag hier auf einen merkwürdigen Charakterzug vieler paläozoischer Schnecken hingewiesen werden, auf die Kammerung der Schale nämlich. Auf dem Lande haben wir sie lediglich bei langgestreckten, turmförmigen Gehäusen, die dann meist decollirt werden. Die paläozoischen Formen haben die Kammerung sehr häufig, doch ohne Verlust der oberen Spira. Der Unterschied erklärt sich aus dem Medium. Im Meere wird die verlängerte Schale leicht getragen, ohne dass dem Thiere aus der Abstossung der durch die Wände abgeschlossenen Theile ein ein Vortheil erwüchse. Wohl aber wird man den Schluss ziehen dürfen, dass die Formen, welche die starke Kammerung zeigen, kleiner waren, bevor sie untergetaucht wurden, und dass sie im Meere zu schnellerem Wachsthum angeregt wurden, ein Schluss, der schliesslich auch für die grössten marinen Gestalten Geltung haben mag. Andererseits ist die Kammerung auch bei vielen flachgedrückten paläozoischen Schalen nur geeignet, die Ableitung, die ich oben bei der Discussion der Prorhipidoglossen für die Cephalopoden gab, zu stützen. Die Neigung zu reicher Kammerbildung kehrt eben bei diesen, unter wenig veränderten morphologischen Verhältnissen, wieder.

2. Charakter der jüngeren Prosobranchenfauna.

Gegenüber der Leere im Perm tritt die Anreicherung der Trias auf das schärfste hervor, und da steht es wieder mit der Pendulation im genauen Einklange, dass sich die äquatoriale Schwankung bei uns am stärksten in der alpinen Trias äussert, die, gegenüber der deutschen, am frühesten gegen Süden vorrückt. Die weitere Umbildung erfolgt dann im Jura und in der Kreide. Das Eocän enthält wohl in Frankreich die

Digitized by Google

maximale Steigerung, die weiter südlich, in Italien bis Sicilien, also streng unter dem Schwingungskreis, noch etwas länger anzuhalten scheint. Höchstens könnte man sich fragen, warum die Culmination nicht streng in der Kreide liegt, sondern sich noch in dem Anfang der nächsten Phase, der polaren Schwankung im Tertiär, vollzogen hat. Einmal kann man darauf hinweisen, dass das Klima damals bei uns noch hinreichend tropisch war, um eine lebhafte Schöpfung anzuregen. Es kommt aber noch ein zweiter Punkt hinzu, der ausschlaggebend gewesen sein dürfte. In der Kreide haben wir es meist oder vielfach mit tieferen Meeresschichten zu thun, welche keineswegs der Neuschöpfung von Gastropoden besonders günstig waren. Im Grossen und Ganzen lässt sich aber leicht zeigen, gerade an dem Beispiel der abyssicolen recenten Fauna des Indic, die mit der tertiären von Süd- und Mitteleuropa hohe Uebereinstimmung hat, dass das Gros einer Schneckenfauna durch die Pendulation ganz mechanisch untergetaucht oder emporgehoben wird, wofür ja auch der Nordatlantic nach Locard ein classisches Exempel bietet (s. o.). So kommt es, dass zu Anfang des Tertiärs die cretaceischen Schnecken aus tieferen Wasserschichten in die der Weiterbildung weit günstigere Littoralzone emporgehoben wurden und hier von neuem aufblühten, solange die Wärme des Wassers genügte. Dass sich eine Anzahl der neuen Formen, in erster Linie die Bucciniden, nachträglich auch dem kalten Wasser angepasst hat und sich während der Eiszeit im Norden entfaltete, wurde bereits hervorgehoben.

Im Allgemeinen zwang die polare Pendulation während der Tertiärzeit die Schnecken, von uns aus nach Süden, Südwesten und Südosten auszuweichen. Die vielen vereinzelten Vorkommnisse der Gegenwart an entfernten Stellen, sei es an identischen Punkten, wie bei den Pleurotomarien, sei es in vicarirenden Gattungen und Arten an Japan, Australien, Süd- und Nordamerika etc., sind wohl nur dadurch zu erklären, dass die verdrängten Formen auf ihrer Wanderung Halt machten und wieder relativ stabil wurden, sobald sie an Oertlichkeiten kamen, deren Breitenlage der geographischen Breite entspricht, unter der sie in unserem Quadranten unter dem Schwingungskreis entstanden, ein Punkt, der zu künftigen weiteren Rechnungen im Einzelnen herausfordert. Das Criterium für diese Formen ist ihre Constanz, geringe Neigung zum Variiren und Zerfallen in neue Arten. Es befinden sich genug monotype Genera darunter.

Herkunft der mesozoischen Meeresprosobranchen.

Die alten Elemente, die im Perm von dem Schwingungskreis nach West und Ost ausgewichen waren, kehren zum Theil, wenn auch in abgeänderten Formen oder kümmerlichen Resten, bei der neuen Bewegung zurück, um entweder neu aufzublühen, oder sich noch eine Zeitlang zu erhalten. So geht es in erster Linie den Bellerophontiden, in zweiter den Subulitiden; neu sich entfaltende Rückwanderer sind namentlich die

Digitized by Google

Pleurotomariiden mit ihren vielen dazu kommenden Gattungen, die übrigen Rhipidoglossen, Trochomorphen u. s. w., ferner die Capuliden, Pyramidelliden, Naticiden, Solariiden etc. Am unsichersten zu beurtheilen scheinen mir auch hier die turmförmigen Gehäuse. Die Murchisonien dürften sich ja in der Turritellidensippe *Colpospira* bis jetzt erhalten und umgebildet haben. Aber der Zusammenhang zwischen Murchisonien, Loxonematiden, Pseudomelanien, Cerithiiden, Terebriden, Pleurotomiden, wie sie nacheinander auftreten, ist unklar genug. Es fragt sich, ob sie alle in eine directe Linie zusammengehören.

Diesem alten Stamm steht nun ein äusserst reiches modernes Heer gegenüber, das der recenten Fauna sein eigentliches Gepräge giebt. Darunter verraten die minimalen Cäciden mit ihren abgerollten und decollirten Schalen ohne weiteres den terrestrischen Ursprung, so gut wie *Orygoceras*. Die Mehrzahl zeichnet sich aus durch den Sipho; es sind die siphonostomen Tänioglossen, so wie die meisten Rhachiglossen. Für die letzteren ist eine besondere terrestrische Ableitung dadurch angezeigt, dass sich noch in der Gegenwart kleine Vertreter am Ostpol im Binnenlande gehalten haben (s. o.). Für viele Siphonostomen aber ist nicht nur der eigentliche Sipho am vorderen Spindelende bezeichnend, sondern ebenso ein Ausschnitt, eine Rinne, eine mit Rinne versehene Peristomverlängerung oder ein verlängerter Zipfel des Mantelrandes am Hinterende der Mündung (Cypräen, Strombiden, Chenopodiden, Tritoniiden, Olividen u. a.). Dazu kommt bei sehr vielen eine Umbildung, Erweiterung, Verdickung der Aussenlippe in manchfacher Gestalt, so zwar, dass sich nicht selten die Schwiele über die älteren Umgänge weg bis auf die Spitze der Spira fortsetzt. Alle diese Dinge finden ihre Erklärung theils in der höheren Ausbildung des Mantelrandes bei den jüngeren Binnenformen (infolge des Verlustes des Epipodiums), theils in der Erwerbung doppelter Siphoausschnitte im Peristom tropischer Pupinellen vom Ostpol. Aus ihnen dürften alle jene marinen Charakterformen entstanden sein durch Untertauchen während der Tropenlage, d. h. in der Jura- und Kreidezeit, wofür die Tabelle genug Anhalt bietet. Die Periodicität in der Ausbildung des Peristoms scheint den paläozoischen Formen durchaus zu fehlen; auch sie dürfte eine Erwerbung des Landes sein mit seiner weit schärferen Ausprägung der Jahreszeiten. Doch kommt man hier über unsichere Hypothesen vorläufig nicht hinaus, so gut wie sich für die Cypräen vorläufig nur eine terrestrische Parallele bei den Pulmonaten findet, also für die Landdeckelschnecken erst construirt werden muss. Immerhin liegt es nahe, Halbnacktschnecken mit partieller Resorption der inneren Gehäusetheile (nach Art der Parmariongruppe) auch für die Neurobranchen anzunehmen. Gemäss deren höherem Wärmebedürfniss würden sie sich lediglich nach dem Untertauchen im Wasser gehalten haben, eben als Cypräen. Jedenfalls beweisen die pedalen Markstränge,

Digitized by Google

dass die Cypräen von einem alterthümlicheren Stock abstammen, als ihrem ersten Auftreten im Jura entsprechen würde.

Für einige Formen, die erst in den jüngsten Tertiärschichten vorkommen, muss wohl die geringe Erhaltungsfähigkeit ihrer zarten Schalen betont werden; als Warmwasserbewohner wären die Heteropoden so gut wie die Janthiniden mindestens in der Kreide zu erwarten. Als Vorläufer der Janthiniden hat man wohl irgend welche terrestrische Testacellide zu betrachten

Entgegengesetzt sind die Trichotropiden zu beurtheilen. Auch sie sind die letzten Nachzügler im Tertiär. Aber sie sind es wirklich gewesen, wie ihre recente Verbreitung in den arctischen Meeren beweist.

Einer der merkwürdigsten Züge ist das starke Anschwellen einiger Familien in der zweiten Hälfte des Mesozoicums und das plötzliche Verschwinden beim Beginn der Tertiärzeit. Die Nerineen, mögen sie systematisch gehören wohin sie wollen, verhalten sich hier gerade so, wie die Columbelliniden; ihnen schliessen sich die Aporrhaiden s. Chenopodiden an, von denen sich nur eine Gattung, und zwar die mit der geringsten Peristomerweiterung, bis in die Gegenwart gerettet hat, ohne über unseren Quadranten hinauszukommen. Die Pendulationstheorie zusammen mit der Biologie giebt hier eine vollkommene Erklärung auf rein mechanischer Basis. Alle diese Thiere treten auf als Wärmeformen, die bei der äquatorialen Phase dem Zwange, in der Wärme reichen Kalk abzuscheiden, am stärksten unterliegen; sie haben offenbar kein Mittel entwickelt, sich gegen das Uebermass dieses Salzes zu wehren. Dadurch werden sie aber in hohem Masse schwerfällig und fallen der Vernichtung anheim, sobald ihr Wohngebiet in polarer Phase wieder in kältere Regionen rückt. Es mag hinzugefügt werden, dass von den Lamellibranchen viele Chamiden und die Hippuriten unter den gleichen Gesichtspunkt fallen.

Von den Binnenschnecken lässt sich wohl durchweg zeigen, dass sie schwerlich vom Meere kommen. Die terrestrischen sind zweifellos weit älter, als ihre fossilen Reste angeben. Schon die geographische Spaltung der grössten Formen nach Ost und West deutet in dieser Richtung, ebenso die Uebereinstimmung mit paläozoischen, die man als marin betrachtet, dazu ihr Nervensystem.

Die Valvaten gehören sicherlich einem solchen alten Stamm an. Ueber *Polytropis* s. o.

Die Paludinen zeigen in ihrem Nervensystem hohes Alter.

Die Ampullarien haben ihren Sipho auf dem Lande erworben (s. o.). Dass er in der Schale keinen Ausdruck findet, liegt wohl an schwacher Kalkablagerung im Süsswasser.

Die Melaniiden gelten vielfach noch am meisten als marine Einwanderer, etwa von den Cerithien aus; doch widerspricht dem ihre bunte Vielgestaltigkeit. Man hätte es mit einer Gruppe zu thun, die eben ihren ganzen Formenreichthum aus der See mitgebracht hätte. Einem

Digitized by Google

solchen Einwandern einer grossen, bereits stark differenzirten Gruppe in allen ihren Gliedern wird niemand das Wort reden wollen. Ebensowenig kann aber bei dem Gleichmass der Süsswasserfauna der grosse Wechsel der Gestalten an ihrem jetzigen Wohnort erreicht worden sein, er kann wohl nur vom Lande stammen.

Mit den Ergebnissen der Pendulationstheorie für das Alpengebiet, wonach die Eiszeit zuletzt sich im Westen austobte, der Osten dagegen viel weniger berührt wurde, stimmen die reichen Funde von Dalmatien, Kroatien überein, die wir für die Vorderkiemer namentlich Brusina verdanken; sie schliessen sich eng an die Schlussfolgerungen an, zu denen die recenten Vorkommnisse drängen (s. o.).

Schliesslich mag noch auf eine Möglichkeit hingewiesen werden, die unter der jüngeren Prosobranchenfauna zur Schaffung neuer Typen führen mochte. Nur ihre Glieder scheinen im Warmwasser eupelagische Larven erworben zu haben. Es ist aber auffallend, dass sich manche ihrer Züge bei fossilen Formen wiederfinden, der Deckel von *Dolium* (s. o.) so gut, wie die Gestalt und Structur der Schale. Auf das von Meyer-Eymar unter dem Schwingungskreis in Aegypten gefundene Mollusk, das auf eine Lamellarienlarve zurückzugehen scheint (*Kerunia*), wurde bereits hingewiesen; aber auch *Purpurina* erinnert am meisten an pelagische Jugendschalen, ebenso *Seguenzia*. Hier scheint ein besonderes Princip vorzuwalten, das neue Typen schafft. Zunächst lässt es sich so wenig im Einzelnen verfolgen, als die meisten der hier aufgeworfenen Hypothesen. Sie sind bei der Neuheit des Gesichtspunktes noch discutabel genug. Immerhin ist doch so viel Klarheit gewonnen, dass sie bereits in die meisten grossen Gruppen und ihren Zusammenhang übersichtlich hineinleuchtet.

Nachtrag zur Literatur.

Faunistik.

1671. **Ancey, C. F.,** Considérations sur les faunes malacologiques des parties australes du globe. Journ. Conchyl. XLIX. p. 12—33.

1672. **Bavay, A.,** Au sujet du passage d'un Mollusque (Murex tribulus) de la Mer Rouge dans la Méditerranée. Bull. Soc. Zool. France XXII. 1898.

1673. ——, Sur l'aire de dispersion de la faune malacalogique des grands fonds de l'océan Atlantique boréal. Ibid.

1674. **Beddome, C. E.,** Notes on Species of Cypraea inhabiting the shores of Tasmania. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. XXII. 1898.

1675. **Böttger, O.,** Die marinen Mollusken der Philippinen, nach den Sammlungen des Herrn José Florencio Quadras in Manila. Nachrichtsbl. d. d. malak. Ges. 1893, 95, 96.

1676. **Brasil, L.,** Faune marine de la région de Luc-sur-Mer. Mollusques. Bull. soc. Normandie. IV. p. 18—74.

1677. **Bush,** Revision of the marine Gastropoda referred to Cyclostrema, Adeorbis, Vitrinella and related genera; with descriptions of some new genera and species belonging to the atlantic fauna of North America. Transact. Connecticut Ac. X. 1899.

1678. ——, Descriptions of new species of Turbonilla of the Western Atlantic fauna . . . Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1899.

Digitized by Google

1679. **Casey, Thos. J.,** Notes on the Pleurotomidae with descriptions of some new genera and species. Transact. Acad. sc. St. Louis. 14. 1904.

1680. **Dall, W. H.,** On the genus Halia of Risso. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia 1898.

1681. ——, Results of the Banner-Agassiz-Expedition to Brasil. Mollusks from the vicinity of Pernambuco. Proc. Washington Ac. III. 1901.

1682. ——, and **Sh. T. Simpson,** The Mollusca of Porto Rico. Bull. U. S Fish Comm. 1900. p. 351—524.

1683. ——, The Mollusks and Brachiopods of the Bahama Expedition of the State University of Jowa. Nat. hist. Bull., S. U. J. IV. 1896. p. 12—27.

1684. ——, and **Sh. T. Simpson,** The Mollusca of Porto Rico. U. S. Fish Commis. Bull. 1900. 1. p. 351—524. 6 Pl.

1685. **Dautzenberg, Ph.,** et **H. Fischer,** Campagnes scientif. de S. A. le prince Albert I. de Monaco. Dragages effectués par l'Hirondelle et par la Princesse Alice. **Mém.** Soc. zool. France X. 1897. 5 Pl.

1686. ——, et **de Boury,** Campagnes scientif. S. A. r. Albert de Monaco. Diagnoses d'espèces nouvelles appartenant aux genres Scalaria et Mathildia. Bull. Soc. Zool. France. XXII. 1897. p. 31—33.

1687. ——, et **Fischer, H.,** Diagnoses d'espèces nouvelles de Gastropodes. Ibid. p. 37.

1688. **Hedley, Ch.,** A revision of the Types of the Marine Shells of the Chevert Expedition. Rec. Austr. Mus. 4. 1901 p. 121—130. 2 Pl.

1689. ——, The Mollusca of Funafuti. Mem. austr. Mus. 3. 1899. p. 397—535.

1690. ——, Scientific Results of the Trawling Expedition of H. M. C. S. Thetis. Mollusca. Part I. Brachiopoda und Pelecypoda. Part II. Scaphopoda und Gastropoda. Mem. Austr. Mus. p. 286—402. 3 Pl.

1691. ——, The effect of the Bassian Isthmus upon the existing Marine fauna; a study in ancient geography. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 1903. p. 876—883.

1692. ——, Studies on Australian Mollusca. Part 1—7. Proceed. Linnean Soc. New South Wales 1900—1903.

1693. ——, Mollusca from one hundred and eleven fathoms, last of Cape Byron, New South Wales. Rec. of the austr. mus. VI. 1905. p. 41—54.

1694. ——, On a large example of Megalatractus aruanus L. ibid. p. 98—100.

1695. **Heincke, Fr.,** Nachträge zur Fisch- und Molluskenfauna Helgolands I. Beitr. z. Meeresfauna v. Helgoland. 1897. p. 242—252.

1696. **Hervier, J.,** Descriptions d'espèces nouvelles de Mollusques, provenant de l'Archipel de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyliologie. XLIV. 1896. 3 Pl. und XLV. p. 51—96. 1897. p. 47—68, 91—121. 2 Pl.

1697. ——, Diagnoses d'espèces nouvelles de Triforis, provenant de l'Archipel de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. (3) XXXVIII. 1898.

1698. ——, Descriptions d'espèces nouvelles de Mollusques, provenant de l'Archipel de la Nouvelle-Calédonie. Journ. de Conchyl. (3) XXXVI. 1896. XXXVII. 1897.

1699. **Hutton, F. W.,** Revision of the recent Rhachi-glossate Mollusca from New Zealand. Trans. N. Zealand Instit. XVI. 1883.

1700. ——, On the New Zealand Hydrobiinae. Transact. New Zealand Inst. XIV. 1881.

1701. **Jhering, H. von,** Zur Kenntniss der südamerikanischen Voluten und ihrer Geschichte. Nachrichtsbl d. d. mal. Ges. XXVIII. 1896.

1702 ——, As especies de Ampullaria da Republica Argentina. An. Mus. nat. Buenos-Aires. VI. 1899.

1703. **Jousseaume,** Triphoridae de la mer Rouge recueillis et décrits. Bull. Soc. philom. Paris. (8) IX. 1898.

1704. **Kimakowicz, M. von,** Dr. med. Arth. von Sachsenheims Mollusken. Ausbeute im nördlichen Eismeer an der West- und Nordküste Spitzbergens. Verhandl. u. Mitth. siebenbürg. Ver. Hermannstadt. XLVI. 1897.

1705. **Kobelt, W.,** und **O. von Möllendorff,** Katalog der gegenwärtig lebend bekannten Pneumonopomen. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. XXX . . . 1898.

1706. **Locard, A.,** Notices conchyliologiques. XLV. Sur un genre nouveau dans la faune marine (Assiminopsis abyssorum). L'Échange, Rev. linn. XIII. 1897.

Digitized by Google

1707. **Locard, A.,** Sur l'existence d'une faune malacologique polybathyque dans les grands fonds de l'Atlantique et de la Méditerranée. Compt. r. Ac. Sc. Paris. CXXVI. 1898.

1708. ——, Conchyliologie française. Les coquilles marines au large des côtes de France. Faune pélagique et faune abyssale. Paris 1899.

1709. ——, Les coquilles marines au large des côtes de France. Ann. Soc. agric. Lyon. VI. 1899. p. 101—294.

1710. ——, Les Cerithium et les Cerithiidae des Mers d'Europe. Ann. Soc. agric. Lyon. X. 1903.

1711. ——, et **Caziot, E.,** Les coquilles marines des côtes de Corse. Ann. Soc. Linn. Lyon. XLVII. p. 1—80, 159—291.

1712. **Martens, E. von,** Süss- und Brackwasser-Mollusken des indischen Archipels. Weber, Zool. Ergebn. Reise Niederl. Ost-Ind. IV. 1897.

1713. ——, Die beschalten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Theil. 1900.

1714. ——, Die Meeresconchylien der Kokoinsel. Ber. Ges. nat. Fr. Berlin. 1902. p. 37—141.

1715. ——, Koreanische Süsswasser-Mollusken. Zool. Jahrb. Supplem. 8. 1905. p. 23. bis 70. 3 Taf.

1716. **Marshall, J. T.,** Notes on the British of Species Buccinum, Fusus etc. Journ. Malacol. 9. 1902. p. 35—50.

1717. **Melvill, J. C.,** Descriptions of new Species of minute marine Shells from Bombay. Proc. Malac. Soc. London. II. 1896.

1718. ——, New Marine shells from Bombay. Proc. Malac. Soc. London. II. 1896. p. 108—116. 1 Pl.

1719. ——, Descriptions of thirty-four Species of marine Mollusca from the Arabian Sea, Persian Gulf and Gulf of Oman. Mem. and proc. Manchester liter. phil. Soc. XLI. 1897.

1720. ——. Further investigations into the Molluscan fauna of the Arabian Sea, Persian Gulf, and Gulf of Oman, with descriptions of forty species. Mem. Proc. Manchester lit. philos. soc. XLII. 1898.

1721. ——, A brief bibliographique Résumé of the Erythraean Molluscan Fauna with Descriptions of sixteen species from Aden. Ann. of nat. hist. (7) V. 1898.

1722. ——, Notes on the mollusca of the Arabian Sea . . . Ann. of nat. hist. (7) IV. 1899.

1723. ——, **G. A. F. Knight** and **W. E. Hoyle,** List of British marine Mollusca and Brachiopoda. Journ. Conchol. X. p. 9—27.

1724. ——, and **R. Standen,** Notes on a Collection of Shells from Lifu and Uvea, Loyalty Islands . . . Journ. Conchol. VIII. 1896, 1897.

1725. ——, and **R. Standen,** Notes on a collection of Marine Shells from Lively Island, Falklands, with List of species. Journ. of Conchol. 3. 1897.

1726. ——, The Marine Mollusca of Madras and the immediate Neighbourhood. Ibid. p. 3—49, 15—85. E. R.

1727. ——, Report on the marine Mollusca obtained during the first expedition of Prof. A. C. Haddon to the Torres straight in 1888—89. Journ. Linn. Soc. Zool. 27. 1899. p. 150—206.

1728. ——, and **E. R. Sykes,** Marine Shells from the Andaman Islands. Proc. malac. Soc. 3. 1899. p. 220—229.

1729. —— ——, Herviera, a new genus of Pyramidellidae. Journ. of Conchol. IX. 1899.

1730. —— ——, Notes on a Collection of marine Shells from the Andaman Islands, with descriptions of new Species. Proc. Malac. Soc. London II. 1897. p 164 bis 173. 1 Taf.

1731. **Möllendorf, O. von,** Verzeichniss der auf den Philippinen lebenden Landmollusken. Abhdlgn. naturf. Ges. Görlitz. 22. 1898. p. 26—208.

1732. ——, Diagnosen neuer und kritischer Landdeckelschnecken. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. 1898 (?). p. 31—45.

1733. **Monterosato, M. T. A. de,** Sur les Cypraea de la Méditerranée. Journ. de Conchyl. (3) XXXVII. 1898.

1734. **Moore, J. E. S.,** The Tanganyika Problem. London 1903.

1735. **Nobre, A.,** Molluscos et brachiopodos de Portugal. Am. sc. nat. Porto. 5. 1898.

Digitized by Google

1736. **Oberwimmer, A.,** Mollusken II, gesammelt von S. M. Schiff „Pola" 1889—1894. Denkschr. K. K. Akad. Wissensch. Wien. 65. 1898. S. 24. 1 Taf.

1737. **Pallary, P.,** Deuxième contribution à l'étude de la faune malacologique du Nord-Ouest de l'Afrique. Journ. de Conchyl. XLVI. 1898.

1738. ——, Les Cyclostomes du N.-O. de l'Afrique. Feuille jeun. Nat. XXIX. 1898.

1739. **Pelseneer, P.,** Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches). Result. voyage du S. J. Belgica. Anvers 1903. Part. I. Systématique. Part. III. Biogéographie.

1740. **Pilsbry, H. A.,** Margarita Sharpii, a new Alaskan Gastropod. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia. 1898.

1741. ——, Littoral mollusks from Cape Fairweather, Patagonia. Am. journ. oc. VII. 1899.

1742. **Plate, L.,** Zur Kenntniss der Insel Juan Fernandez. Verhandl. Gesellsch. f. Erdk. Berlin 1896. p. 221—229.

1743. **Sarasin, P.,** und **Fr.,** Die Süsswassermollusken von Celebes. 1898.

1744. **Smith, E. A.,** Description of Raphaulus perakensis n. sp., with a list of the known species of the genus. Proc. malac. soc. London. III. 1898.

1745. ——, Natural history notes from H. M. Indian marine Steamer „Investigator". On Mollusca from the Bay of Bengale and the Arabian Sea. Ann. of nat. hist. (7) IV. 1899.

1746. ——, Report upon some Mollusca dredged in the Arabian Sea during the Season 1894—95. Ann. and Mag. Nat. Hist. (6) XVI. 1896. p. 262—265.

1747. **Shopland, E. R.,** List of Marine Shells collected in the neighbourhood of Aden between 1892 and 1901. Proc. Malac. Soc. 5. 1902. p. 171—179.

1748. ——, Marine shells collected at Aden. Ibid. 5. 1902. p. 184.

1749. **Sowerby, G. B.,** List of the Pleurotomidae of South Australia, with descriptions of some new species. Proc. malac. soc. London. II. 1896.

1750. ——, Description of a new South African marine Gastropod (Neptuneopsis). Mar. Investigations in S. Africa. 1898.

1751. **Stearns, R. E. C.,** Japanese Vivipara in California. Nautilus. XV. 1901.

1752. **Strebel, H.,** Beiträge zur Kenntniss der Molluskenfauna der Magalhaen-Provinz. Zool. Jahrb. Syst. 21. 1904. p. 171—248. 6 Taf.

1753. ——, II. Die Trochiden. Zool. Jahrb. Suppl. 8. 1905. p. 121—166. 1 Taf.

1754. **Sturany, R.,** Berichte der Commission für Tiefseeforschungen. XVIII. Zoologische Ergebnisse, VII. Mollusken, I. (Prosobranchier und Opisthobranchier, Scaphopoden, Lamellibranchier.) Denkschr. math.-naturw. Kl. K. Ac. Wiss. Wien. 1896. p. 1—36. 2 Taf.

1755. ——, Gastropoden des Rothen Meeres. Denkschr. Ak. Wien. LXXIV. 1903.

1756. **Suter, H.,** Revision of the New Zealand Rissoidae. Proc. malac. Soc. 3. 1898. p. 2—8.

1757. ——, Revision of the New Zealand Trochidae. Ibid. II. 1897.

1757a. ——, Revision of the New Zealand Patellidae. Ibid. VI. 1905.

1758. **Vayssière, A.,** Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des Yachts Hirondelle et Princesse Alice. Rés. Camp. Scient. Albert I. de Monaco. XXVI. 1904.

1759. **Wagner, A. J.,** Monographie der Gattung Pomatias Studer. Denkschr. k. k. Akad. Wissensch. Wien. 64. 1898.

1760. ——, Neue Formen und Fundorte des Genus Pomatias Studer. Ann. k. k. naturhist. Hofmus. 16. Wien 1901. p. 63—65.

1761. **Watson, K. B.,** On the marine Mollusca of Madeira; with Descriptions of 35 new sp., and an Index-List of all the known Seadwelling Species of that Island. Journ. Linn. Soc. London. Zool. XXVI. 1897. p. 233—329. 2 Pl.

Paläontologie.

1762. **Aldrich, T. H.,** New or little known tertiary Mollusca from Alabama and Texas. Bull. americ. Palaeontology. 2. Cornell Un. Ithaka. 1895.

1763. **Anderson, F. M.,** Cretaceous deposits on the Pacific Coast. Proc. Calif. Acad. Geol. II. 1903.

Digitized by Google

1764. **Bistram, A. von,** Beiträge zur Kenntniss der Fauna des unteren Lias in der Val Solda. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. XIII. 1903.

1765. **Böhm, J.,** Ueber cretaceische Gastropoden vom Libanon und vom Karmel. Zeitschr. d. d. geol. Ges. 1901.

1766. ——, Ueber die Fauna der Pereiros-Schichten. Zeitschr. d. geol. Ges. III. p. 211 bis 252. 3 Taf.

1767. **Boury, E. de,** Revision des Pleurotomes éocènes du bassin de Paris. Feuilles des jeun. Natur. Paris 1899.

1768. **Brusina, Sp.,** La collection néogène de Hongrie, de Croatie, de Slavonie et de Dalmatie à l'exposition de Budapest. 1896.

1769. ——, Matériaux pour la faune malacologique néogène de la Dalmatie, de la Croatie et de la Slavonie avec des espèces de la Bosnie, de l'Herzégovine et de la Serbie. Agram 1897.

1770. ——, Iconographia molluscorum fossilium in Tellure tertiaria Hungariae, Croatiae, Slavoniae, Dalmatiae, Bosniae, Herzegovinae, Serbiae et Bulgariae inventorum. Agram 1902.

1771. **Burckhardt, C.,** Zur Systematik und Phylogenie der Pleurotomariidae. N. Jahrb. f. Mineral. 1897. 1.

1772. **Chédéville, P. J.,** Liste générale et synonymique des fossiles tertiaires du Bassin de Paris . . . Bull. soc. Elbocuf XVIII—XIX.

1773. ——, Les Cerithium courts et bucciniformes du Bassin tertiaire de Paris . . . Ibid. XIX. p. 177—191.

1774. ——, Liste générale et synonymique des fossiles tertiaires du Bassin de Paris. Bull. soc. Elbocuf XXII. 1904.

1775. **Clark, W. B.,** and **G. C. Martin,** Mollusca. Maryland Geol. Survey. Eocene. 1901.

1776. **Cossmann, M.,** Essais de Paléoconchologie comparée. IV. Paris 1901.

1777. ——, Contribution à la Paléontologie française des Fossiles jurassiques. Études sur les Gastéropodes des terrains jurassiques. Mém. soc. géol. France. Paléontologie. 1895. Ibid. 1898.

1778. ——, Ibid. Nerinea.

1779. ——, et **G. Pissarro,** Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. Fasc. I. Paris 1904.

1780. **Cowper, Reed F. R.,** Woodwardian Museum notes. J. W. Salter's undescribed species. Geol. Mag. 1901. p. 246—249, 355—358.

1781. **Da Costa, F. A. P.,** Mollusques tertiaires du Portugal. Planches, de Céphalopodes, Gastéropodes et Pélécypodes laissées par . . . Commiss. géol. Portugal. XLVI. 1904.

1782. **Dall, W. H.,** Contribution to the Tertiary Fauna of Florida etc. Der letzte und sechste Theil 1903. Transact. Wagner Free Institute. III.

1783. ——, A singular eocene Turbinella. Nautilus. XVII. 1904.

1784. ——, An historical and systematic review of the Frog-Shells and Tritons. Smithsen. Coll. XLVII. 1904.

1785. **Delheid, D.,** Un gite de Rostellaria ampla. Ann. soc. malac. Belgique. XXXVIII. 1904.

1786. **Dollfus, G.,** et **Ph. Dautzenberg,** Découverte du Tympanotomus lignitarum Eichw. dans le Miocène du Bolderberg en Belgique. Journ. de Conchyl. IL.

1787. **Donald, J.,** On Turritellidae and Murchisonidae. Proc. malac. Soc. 4. 1900. p. 47—55.

1788. ——, Observations on the genus Aclisina de Kon., with descriptions of British species and of some other carboniferous Gasteropoda. Quart. journ. geol. Soc. 1898. p. 45—72. 3 Pl.

1789 ——, Remarks on the genera Ectomaria Koken and Hormotoma Salter, with description of British species. Quart. journ. geol. soc. 1899.

1790. **Etheridge, R. jr.,** New or little-known lower palaeozoic Gasteropoda in the Collection of the Australian Museum. Rec. Austr. Mus. III. 1898.

1791. **Fourteau, R.,** Contribution à l'étude de la faune crétacique d'Égypte. Bull. Inst. Egypt. IV. 1904.

1792. **Geiger, P.,** Die Nerineen des schwäbischen Juras. Jahresb. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg. 1901.

Digitized by Google

1793. **Grabau, A. W.,** Phylogeny of Fusus and its allies. Smithson. Coll. XLIV. 1904.

1794. **Gregorio, A. de,** Description les faunes tertiaires de la Vénétie. Monographie de la faune éocènique de Roncà, avec une appendice sur les fossiles de Monte Pulli. Ann. de Géol. et Paléont. Palermo 1896.

1795. **Guppy, R., J. Lechmere** and **W. H. Dall,** Descriptions of tertiary fossils from the Antillean region. Proc. U. S. Nat. Mus. XIX. 1896.

1796. **Harmer, F. W.,** On the range in time and space of Fusus (Neptunea) antiquus and its allies. Proc. Internat. Cong. Zool. Cambridge 1898.

1797. **Harris, G. F.,** The Australian tertiary Mollusca. Catalogue of tertiary Mollusca in the Department of Geology, Brit. Mus. London 1897.

1798. **Harris, G. D.,** Neocene Mollusca of Texas or fossils from the deep well at Galvestone. Bull. amer. Palaeont. III. 1895.

1799. **Hoernes, R.,** Neue Cerithien aus der Formengruppe der Clava bitentata (Defr.) Grat. von Oisnitz in Mittelsteiermark . . . Sitzungsber. Ak. Wien. CX. 1903. Abthlg. I.

1800. **Holzapfel,** Das obere Mitteldevon im Rheingebiete. Abh. d. k. pr. Landesanstalt. N. F. Heft 16. 1895.

1801. **Hudleston, W. H.,** A monograph of the British jurassic Gasteropoda. Palaeontograph. Soc. London. 1887—1895.

1802. **Hutton, F. W.,** On the Geology of Scinde Islands. Transact. N. Zealand Inst. XVIII. 1885.

1803. ——, Descriptions of new tertiary shells. Ibid. XVII.

1804. ——, New Species of tertiary shells. Ibid. XVIII.

1805. ——, The Wangani System. Ibid.

1806. **Jakowlew, N.,** Die Fauna einiger oberpaläozoischer Ablagerungen Russlands. I. Die Cephalopoden und Gastropoden. Mém. Com. géol. XV. 1899.

1807. **Jhering, H. von,** As Melanias do Brazil. Revista Mus. Paulista. V. 1903.

1808. ——, Les Mollusques des Terrains crétaciques supérieurs de l'Argentine orientale. Ann. Mus. Buenos Aires. II. 1904.

1809. **Jones, K. H.,** and **H. B. Preston,** List of Mollusca collected during the Expedition of H. M. S. Waterwich in the China-Sea . . . Proc. Malac. Soc. London. VI. 1904.

1810. **Kaunhowen, F.,** Die Gastropoden der Maestrichter Kreide. Paläontol. Abhandlgn. N. F. IV. 1897.

1811. **Kennard, A. S.,** and **B. B. Woodward,** Mollusca of English Cave Deposits. Proc. Malac. Soc. London. II. 1897. p. 242—244.

1812. —— ——, A revision of the Pliocene non Marine Mollusca of England. Ibid. II. 1899. p. 187—201.

1813. —— ——, Notes on Paludestrina Jenkinsi (Smith) and P. confusa (Frauenf.). Ibid. p. 297—300.

1814. ——, Further notes on the British Pliocene Non-Marine Mollusca. Ibid. IV. 1901. 1 S.

1815. ——, and **B. B. Woodward,** Further notes on the British Pliocene Non-Marine Mollusca. Ibid. 1901. p. 193.

1816. —— ——, On the Occurrence of Neritina grateloupiana Fir . . . in the Pleistocene gravels of the Thomas at Swanscomb. Ibid. V. 1903.

1817. —— ——, On the specific identity of Vivipara diluviana Kunth and Vivipara clactonensis S. V. Wood. Ibid. VI. 1904.

1818. **Kirk, T. W.,** Description of New Tertiary Fossils. Transactions N. Zealand Inst. XIV. 1881.

1819. **Kittl, E.,** Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian der südalpinen Trias. Ann. naturh. Hofmus. Wien. IX. 1894.

1820. ——, Die Gastropoden der Esino-Kalke nebst einer Revision der Gastropoden der Marmolata-Kalke. Ann. naturh. Hofmus. Wien. XIV. 1898.

1821. ——, Gastropoden aus der Trias des Bakonywaldes. Result. der wissenschaftl. Erforschung des Balatonsees. I. 1900. 57 S. 3 Taf.

1822. **Knipowitsch, N. W.,** Zoologische Ergebnisse der russischen Expedition nach Spitzbergen im Jahre 1900. Ueber die postpliocänen Mollusken und Brachiopoden von Spitzbergen. Bull. Ac. St. Petersburg XII. 1901. Ann. Mus. St. Petersburg VII. 1903.

Digitized by Google

1823. **Koken, E.,** Die Gastropoden der Trias um Hallstadt. Abh. k. k. geol. Reichsanstalt. XVII. Wien 1897.

1824. ——, Beiträge zur Kenntniss der Gastropoden des süddeutschen Muschelkalkes. Abh. z. geol. Specialkarte von Elsass-Lothringen. 1898.

1825. ——, Ueber untersilurische Gastropoden (auf Grund von Vol. III of the Final Report of the geolog. and nat. hist. survey of Minnesota, 1897). N. Jahrb. f. Miner. I. 1898.

1826. ——, Ueber triassische Versteinerungen aus China. Neues Jahrb. für Miner. 1900. 1.

1827. **Koninck, de,** Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. Ann. Mus. hist. nat. Belg. VIII. 1883.

1828. **Lindstroem,** Fragmenta silurica. 1880.

1829. ——, On the silurian Gastropoda and Pteropoda of Gotland. K. Svenska vetensk. Ak. Handl. XVI. 1884.

1830. **Loriol, P. de,** Étude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura Bernois . . . Abhandlgn. Schweiz. paläont. Ges. XXIII. 1896. XXIV. 1897. XXIX. 1903.

1831. **Martin, G. C.,** Cephalopoda, Gastropoda, Amphineura, Scaphopoda. Maryland geol. Survey. Miocene. 1904.

1832. **Mayer-Eymar, C.,** Description de coquilles fossiles des terrains tertiaires inférieurs. Journ. de Conchyl. XXXVI. 1897.

1833. ——, Description de coquilles fossiles des terrains tertiaires supérieurs. Journ. de Conchyl. (3) XXXVII. 1897.

1834. ——, Interessante Gastropoden aus dem Untertertiär Egyptens. Vierteljahrschr. naturf. Ges. Zürich. XLVI. 1901.

1835. ——, Rectification d'une erreur de détermination. Journ. de Conchyl. 49. 1902. p. 322. (*Natica* betreffend.)

1836. ——, Liste der nummulitischen Turritellen Egyptens auf der geologischen Sammlung zu Zürich. Vierteljahrschr. Ges. Zürich. XLVII. 1902.

1837. ——, Nummulitische Dentaliiden, Fissurelliden, Capuliden und Hyponyciden Egyptens etc. Ibid. XLVIII.

1838. ——, Les Ampullaires de l'Éocène d'Égypte. Bull. Inst. Ég. II. 1903.

1839. ——, Revue des grandes Ovules ou Gisortia Jousseaume. Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich 49. 1904.

1840. **Meek,** On the affinities of the Bellerophontidae. Proc. Chicago Acad. sc. I.

1841. **Menzel, H.,** Zwei neue Arten von Valvata Müller (Gruppe Cincinna Müller). Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. XXXVI. 1904.

1842. **Metzmacher, A.,** Paludina diluviana Kunth in Mecklenburg. Arch. Ver. Mecklenburg. LVI. 1903.

1843. **Miller, K.,** Die Schneckenfauna der Steinheimer Obermiocäns. Jahresber. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg. 1900.

1844. **Müller, G.,** Die Molluskenfauna des Untersenon von Braunschweig und Ilsede I. Lamellibranchiaten und Glossophoren. Mit Atlas von 18 Taf. Abhandlg. k. pr. geol. Landesunters. N. F. 25. 1898.

1845. **Oppenheim, P.,** Die Eocänfauna des Monte Portale bei Bolca im Veronesischen. Paläontographica. XLIII. 1896.

1846. **Pallary, P.,** Sur les mollusques fossiles, terrestres, fluviatiles et saumâtres de l'Algérie. Mém. soc. géol. France. Pal. 22.

1847. **Perner, J.,** Gastéropodes. Tom. I (Patellidae et Bellerophontidae). Syst. Silurien Bohème. 1903.

1848. **Pichard, E.,** Beitrag zur Kenntniss der Glossophoren der mitteldeutschen Trias. Jahrb. pr. geol. Landesanst. f. 1901. Berlin 1903. p. 445—540. 7 Taf.

1849. **Pilsbry, H. A.,** Patagonian tertiary fossils. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia. 1897.

1850. **Pritchard, G. B.,** On some Australian tertiary Pleurotomarias. Proc. Soc. Victoria. XV. 1903.

1851. ——, Contributions to the Palaeontology of the older Tertiary of Victoria. Gastropoda. II. Proc. Soc. Victoria. XVII. 1904.

1852. ——, and **J. H. Gatliff,** Catalogue of the marine shells of Victoria. Proc. Soc. Victoria. XVII. 1904 der achte Theil, die übrigen früher ebenda.

Digitized by Google

1853. **Reinhard, O.,** Untersuchungen über die Molluskenfauna des Rupelthones zu Itzehoe. Arch. f. Anthrop. u. Geol. Schleswig-Holst. II. 1896.

1854. **Reis, O. M.,** Die Fauna der Hachauer Schichten. I. Gastropoden. Geogr. Jahreshefte. IX. 1896. Nachtrag dazu ibid. X.

1855. **Rovereto, G.,** Illustrazione dei Molluschi fossili tongriani posseduti dal museo geologico della kuiversità di Cenova. 1900.

1856. ——, Contributo allo studio dei Vermeti fossili. Boll. soc. geol. Ital. XXIII. 1904.

1857. **Sacco, F.,** J Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Torino. Lange Serie von Monographien.

1858. **Sardeson, F. W.,** The phylogenetic stage of the Cambrian Gastropoda. Journ. geol. Chicago XI. 1903.

1859. **Seguenza, L.,** Molluschi poco noti dei terreni terziarii di messina. Trochidae e. Solariidae. Boll. soc. geol. Ital. XXI. 1903

1860. ——, Rissoidi neogenici della provinzia di Messina. Palaeontogr. ital. IX. 1903.

1861. **Sovinsky, W.,** Introduction à l'étude de la faune du bassin marin Ponto-Aralo-Kaspien sous le point de vue d'une province zoogéographique indépendante Zapiski Kiev. Obshch. 1904.

1862. **Stefano, G. de,** La fauna malacologica del Pliocene superiore del Belgio e quella postpliocenica dell' Italia meridionale. Boll. soc. zool. ital. IV. 1903.

1863. **Stoliczka,** Palaeontologia indica. V. Gastropoda.

1864. **Tommasi, A.,** Revisione della fauna a Molluschi della Dolomia principale di Lombardia. Palaeontogr. Ital. IX. 1903.

1865. **Ulrich and Scofield,** The lower silurian Gastropoda of Minnesota. Final Rep. Geol. and nat. hist. Survey Minnesota. VIII. 1897.

1866. **Vignal, L.,** Études des Potamides de l'Oligocène de Gras (Landes). Feuille jeun. Natural. XXVIII. 1898.

1867. **Vinassa de Regny, P. E.,** J Molluschi delli Strati con Serpula spirulaea e la posizione del piano di Triabona. Atti soc. Tosc. sc. nat. Pisa. X. 1897.

1868. ——, Il Chenopus uttingerianus Risso e il Ch. pespelecani L. del Pliocene Italiano. Boll. soc. malac. Ital. XX. Pisa 1897.

1869. **Vincent, E.,** Le Fusus serratus de l'Éocène belge. Ann. Soc. R. Mal. Belg. XXX. 1899.

1870. ——, Contribution à la Paléontologie de l'Éocène belge. Amplosipho. Ann. Soc. R. Malac. de Belgique. Bull. des Scéances. 37. 1902. S. XXII.

1871. **Vogel, Fr.,** Mollusken aus dem Jura von Borneo. Samml. geol. Reichsmus. Leiden 1897.

1872. **Waagen,** Palaeontologica indica.

1873. **Wittich, E.,** Diluviale und recente Conchylienfaunen der Darmstädter Gegend Nachrichtsbl. der d. Malak. Ges. 1902. p. 113—130.

1874. ——, Beitrag zur Kenntniss der alt-diluvialen Fauna im Mainthal. Ibid. p. 11—14.

1875. **Woodward, H.,** On Pleurotoma prisca Solander sp. Geol. Mag. Dec. IV. 8. 1901. p. 409.

1876. **Wüst, E.,** Ein pleistocäner Unstrutkies mit Corbicula fluminalis Müll. sp. und Melanopsis acicularis Fér. Zeitschr. f. Nat. LXXV. 1903.

Digitized by Google

Erklärung von Tafel LVIII.

Fossile Prosobranchen. Scalariidae s. Scalidae. Naticidae. Capulidae, Hipponychidae. Xenophoridae. Vermetidae. Turritellidae. Pseudomelaniidae.

Digitized by Google

Fig.

1. *Scalariidae.*
   Scalaria lamellosa Brocchi. Miocän. Wien.

2—7. Naticidae.

2. *Sigaretus haliotideus* L. Miocän. Wien.
3. *Natica* (*Amauropsis*) *bulliformis* Sow. Turon. Österreich.
4. *Natica* (*Amauropsis*) *Willemeti* Lam. Grobkalk. Épernay.
5. *Natica millepunctata* Lam. Pliocän. Rom.
6 Operculum derselben.
7. *Deshayesia cochlearia* Brongt. Oligocän. Vicenza.

8—16. Capulidae, Hipponychidae.

8. *Amathina tricarinata* Chemn. Indien.
9. *Orthonychia* (*Acroculia*) *elegans* Barr. Obersilur. Böhmen.
10, 11. *Galerus* (*Calyptraea*) *trochiformis* Lam. Grobkalk. Épernay.
12. *Crepidula unguiformis* Lam. Pliocän. Toscana.
13, 14. *Hipponyx cornucopiae* Lam. nebst Fussplatte. (Operculum). Grobkalk. Paris.
15. *Metoptoma solare* Kok. Carbon. Belgien.
16. Dasselbe von der Seite.
17. Xenophoridae.
   Xenophora agglutinans Lam. Eocän. Épernay.
18. Vermetidae.
   Siliquaria striata Desl. Grobkalk. Paris.

19—24. Turritellidae.

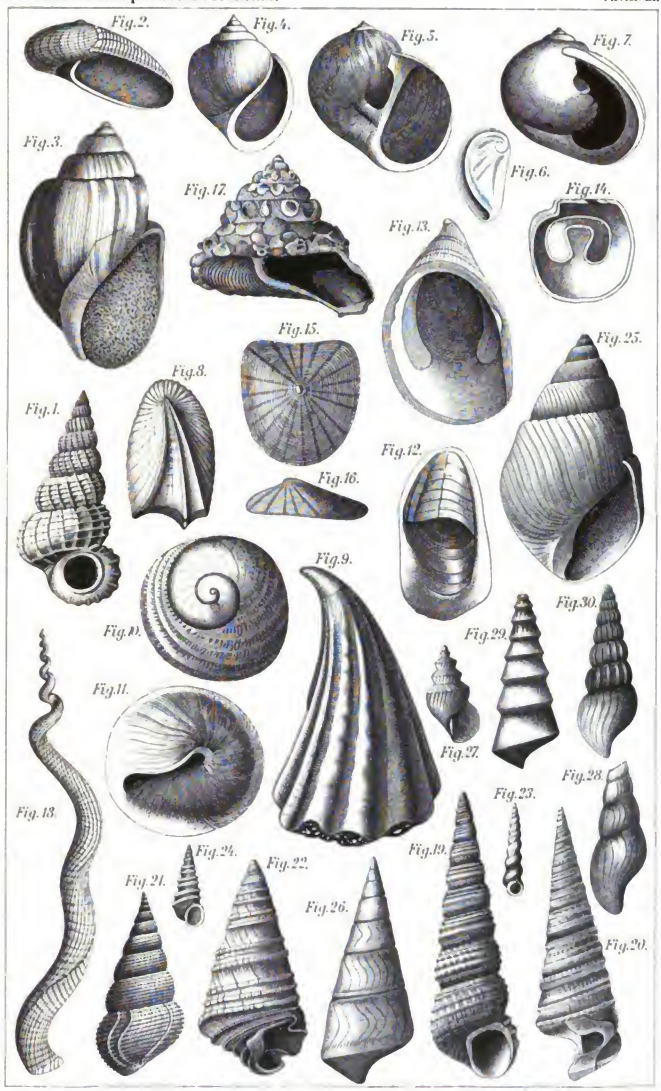
19. *Turritella turris* Bast. Miocän. Ulm.
20. *Turritella* (*Colpospira* Donald) *runcinata* Watson. Recent.
21. *Turritella* (*Mesalia*) *multisulcata* Lam. Grobkalk. Paris.
22. *Glauconia Keferstеini* Goldf. Mittlere Kreide. Wien.
23. *Turritella* (*Glauconia*) *Maraschini* Defr.
24. *Turritella* (*Mathilda*) *cochlaeformis* Brug. Sizilien.

25—30. Pseudomelaniidae.

25. *Macrocheilus arcuatus* Schlotheim. Mitteldevon. Köln.
26. *Zygopleura hybrida* Mü. Trias.
27. *Angularia subpleurotomaria* Mü. Trias.
28 *Loxonema sinuosum* Sow. Obersilur.
29. *Hypsipleura reflexa* Mü. Trias.
30. *Zygopleura hybrida* Mü. Trias.

Fig. 1, 7, 9—14, 17—22, 25 nach Zittel. Fig. 8, 23, 24 nach Tryon. Fig 15, 16, 26—30 nach Koken.

Digitized by Google



Digitized by Google

D. Biologie. Verwertung.

Die meisten hierher gehörigen Bemerkungen sind unter der Anatomie bereits eingeschaltet. Immerhin ist hier noch mancherlei mit Ergänzungen zusammenzustellen.

Bewegung (und Sesshaftigkeit).

Es scheint, dass die Lokomotion auf recht verschiedenem Wege zustande kommt. Leider sind die Cyclophoriden, die wahrscheinlich einen grossen Reichtum altertümlicher Formen enthalten, am wenigsten untersucht. Die Art, wie *Cyclostoma* ihre beiden, durch die Längsfurche geteilten Sohlenhälften abwechselnd unter Blutschwellung und dem gleitenden Spiel diffuser Wellen bewegt, scheint insofern eine Anpassung an die erschwerten Bedingungen des Landlebens, welches die Förderung der gesamten Körperlast erheischt, als dabei auch das Schnauzenende unterstützend eintritt, indem es sich, möglichst weit vorgestreckt, ansaugt. Dabei wird nach Möglichkeit abwechselnd die eine Sohlenhälfte durch den Blutdruck, der durch die inneren Quermuskellagen über dem Fuss bewirkt wird, breit an die Unterlage angedrückt, die andere aber umgekehrt von ihr losgelöst, so dass sie sich, frei in der Luft gehalten, durch das Spiel der lokomotorischen Wellen vorn verlängert. Der Vorteil beruht darin, dass bei dieser Verlängerung die Reibung an der Unterlage fortfällt. Die Verschiebung der einen Sohlenhälfte an der anderen wird erleichtert durch die reiche Ausstattung der zwischen ihnen befindlichen Furche mit Schmierdrüsen. Ich fasse somit diese Querteilung als eine Anpassung an das Landleben auf. Sie hält sich bei Littorinen als Übergang zum Meere und fehlt nicht unter echt marinen Formen (s. oben S. 137), wofür die Fussspur einer *Purpura*, welche die Geologen benutzt haben, um rätselhafte Reste aufzuklären, als Beleg dient (Textfig. 211). Selbst *Haliotis* zeigt nach Thiele den Wechsel beider Hälften (Abhdlg. Ges. Isis, Dresden 1892). Auch bei *Stomatella* ist der Fuss hinten eingekerbt und zweiteilig nach Pilsbry (Note on the soft parts and dentition of *Stomatella*. Proc. ac. nat. sc. Philadelphia 1891, S. 71—72).

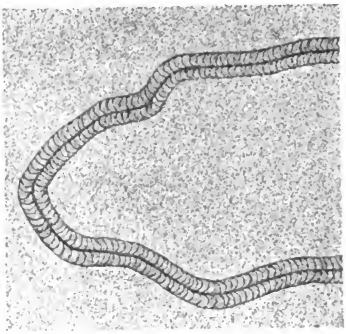
Für *Pomatias* konnte ich angeben, dass die gleitende Sohle deutlich von vorn nach hinten ziehende Schluckbewegungen ausführt, um das Blut in dieser Richtung im Innern weiter zu treiben.

Digitized by Google

Die Truncatellen benutzen die Schnauze wohl wie *Cyclostoma*; ihre Bewegung erscheint spannerartig, indem Schnauze und Fuss abwechseln. Bei *Pomatiopsis* ist die Schnauze vorn mit Saugscheibe versehen, die Sohle quergeteilt; die vordere und hintere Hälfte dienen abwechselnd. Die Strombiden springen, indem sie sich auf das Operculum stützen, ähnlich *Xenophorus*.

Für schlammbewohnende und grabende Formen ist die merkwürdige Wasseraufnahme und die dadurch bewirkte Schwellung des Vorderfusses ein wichtiges Hilfsmittel. Wir kennen sie am besten, wiewohl noch nicht genau genug, durch Schiemenz bei *Natica*. Ich glaubte, die Wasserräume, die den Fuss durchziehen, auf die erweiterte vordere Fussdrüse zurückführen zu sollen (s. oben). Doch unterliegt es keinem

Fig. 211.



Fussspur von *Purpura*. Nach Neumayr.

Zweifel, dass auch andere Schnecken, und zwar zumteil ganz gemeine Arten, ähnliche Einrichtungen haben. So wird die Schwellung für *Buccinum*, *Buccinanops*, *Bullia*, *Nassa* angegeben. Ob sie auch anderen Formen mit besonders grossem Fuss, wie *Dolium* und *Yetus*, zukommt, steht dahin. Es wird auch gemeldet, dass die Tiere auf Reiz das Wasser in Strahlen aus den Fussrändern entleeren. Hier ist wohl ebenso an gewaltsames Zerreissen zu denken, wie beim Fuss der Najaden. Näheres aber wissen wir nicht.

Für das minimale, sehr bewegliche *Caecum* ist Plate's Beobachtung von hohem Interesse. Hier erfolgt die Lokomotion lediglich durch die Cilien der Sohle, ohne alle Beteiligung der Muskulatur, die wohl nur die seitlichen Schwenkungen besorgt. Hier kommt so gut wie beim larvalen *Veliger* bloss noch der Bewegungsapparat der Vorfahren, der Turbellarien (und Gastrotrichen), zur Geltung.

Digitized by Google

Die Sesshaftigkeit vieler Formen ist bekannt von *Vermetus* und *Magilus* bis *Janthina*. Merkwürdig sind die Docoglossen indes durch die halbsessile Lebensweise, namentlich durch die Genauigkeit, mit der sie nach Wanderung und Weide wieder genau die alte Stelle am Felsen aufsuchen und genau die gleiche Lage einnehmen, so dass sich die Schale im Wachstum allen Unebenheiten der Unterlage anschmiegt. Der Irrtum, sie für vollkommen sessil zu halten, lag nahe genug. Neuerdings beweist Willcox auch für *Fissurella barbadensis* auf den Bermudas*) den gleichen, wenn auch wenig ausgiebigen Ortswechsel, für *Acmaea* macht sie ihn wahrscheinlich. Auffällig ist dabei noch die mit dem Alter zunehmende Vertiefung des Bettes, die auch von Calyptraeiden angegeben wird. Wirken die Ausscheidungen der Sohle, in erster Linie wohl die Kohlensäure, auflösend auf den Felsen? Der Gedanke liegt nahe, bei der Aufgabe, die dem Kohlendioxyd selbst bei der Verwitterung der Silikate zufällt, vom Kalk ganz abgesehen.

Der Eindruck vollkommener Sesshaftigkeit wird verstärkt durch die gewaltige Saugkraft des Fusses in der Brandung. Bei dem Versuche, Patellen durch Ziehen an der Schale abzulösen, reisst das Tier zumeist mitten durch, und der Fuss bleibt am Felsen. Die gleiche Zähigkeit haben Neriten an den Atolls der Südsee auf der Windseite erworben nach Hedley. Ganz dasselbe kann aber auch ein reissender Gebirgsbach bewirken. Darauf beruht die Umwandlung der Neritinen zu *Navicella* s. *Septaria*, die Semper hervorgehoben hat (Natürliche Existenzbedingungen der Tiere). Das Operculum bleibt zwar erhalten, verliert aber seine Funktionsfähigkeit.

Für *Patella vulgata* berechnete Aubin die Adhäsionskraft auf ein Gewicht von 14,5 kg; nach Lawrence-Hamilton hielt *Patella* in Luft fast das Zweitausendfache ihres Eigengewichtes ohne Schale, im Wasser aber das Doppelte (Nature XLV).

Die Fähigkeit, mit der Sohle am Wasserspiegel zu hängen und zu gleiten, in umgekehrter Lage, die Schale nach unten, scheint beinahe unbegrenzt zu sein, da sie selbst von so schweren Formen, wie *Conus*, angegeben wird. Bei Paludinen und Neritinen kann man's im Aquarium beobachten, Jeffreys gibt es für *Trophon barvicensis* an. Selbst ein *Trochus* aus tiefem Wasser hatte die Fähigkeit. Der Sohlenschleim wirkt als Schwimmer, um so besser, je ruhiger das Wasser; das Floss von *Janthina* ist daraus entstanden.

Eine Sondereinrichtung ist aus den Schleimfäden erwachsen bei den Formen, die auch unter Wasser an solchen hängen können, wie *Jeffreysia* und *Litiopa*. Bei letzterer soll der Faden, an dem sie zurückkriechen, 1 m lang werden. Woher er stammt, ist so wenig klar, als

*) M. A. Willcox. The homing of *Fissurella* and *Siphonaria*. Science XXII. 1905.

Digitized by Google

wie die Luftblase hinein kommt, wenn das Tier vom Sargassum losgerissen ist.

Pomatias in der Ruhe, *Potamides* in der Trockenzeit hängen sich mit trockenen Schleimfäden an Pflanzen usw. an, *Cyclostoma* hält sich in solcher Lage, indem sie einen Fremdkörper, einen Blattrand oder dergl. zwischen Deckel und Schale einklemmt.

Formen wie *Oliva* und namentlich *Olivella* bedienen sich gelegentlich ihrer Epipodien als Flügel, um mit lebhaften Flossenschlägen nach Pteropodenart durch das Wasser zu eilen.

Das Schwimmen als ausschliessliche aktive Bewegungsform ist, ausser den Larven, die ihr Velum und im warmen Wasser vielfach ihre Segelfortsätze wimpernd benutzen, auf die Heteropoden beschränkt. *Atlanta* heftet sich vielfach noch mit dem Sohlenrest, der Saugscheibe des Fusses, an Fremdkörper an und erlangt so durch passiven Transport eine weite Verbreitung. Sonst wirkt bei ihnen die Flosse, ausserdem aber machen die nackten Pterotracheiden auch schlängelnde, undulierende Bewegungen mit dem Körper nach Art vieler Fische, und zwar ebensogut vorwärts wie rückwärts. *Atlanta* führt ihre eigentlichen Schwimmbewegungen rückwärts aus, fast springend wie die Strombiden.

In der Beweglichkeit gibt es bei den Familien und Gattungen die verschiedensten Abstufungen, ohne dass die Beobachtungen reichlich vorlägen. *Conus* gilt für apathisch, ähnlich *Mangelia*, *Mitra*, *Fasciolaria*. Die Phasianellen sind sehr lebhaft, auch die Stomatiiden. Die Olividen kriechen bei Ebbe schnell über den Sand und graben sich bei steigender Flut ein, so dass nur noch der Sipho heraussieht. Ihr Propodium unterstützt sie wie *Natica*. Wie weit die Angaben über die Trägheit zutreffen, liesse sich wohl nur im Aquarium entscheiden. Es scheint allerdings, dass besonders gut geschützte Formen, namentlich solche mit Giftdrüsen, an Beweglichkeit zurückstehen.

Für verschiedene *Crepidula*-Arten hat Conklin eine Abstufung der Sessilität angegeben. In der Jugend sind alle sehr beweglich, nachher werden sie sesshaft, indem der Fuss eine kalkige Substanz ausscheidet, mit der er festwächst. *Crepidula fornicata* sitzt entweder am Panzer, oder an den Kiemen von *Limulus*, oder auch im schlammigen Boden; hier bilden sich Ketten von zehn bis zwölf Tieren, indem sich das erste auf einem Stein anheftet und die anderen sich auf ihm ansetzen, alle in gleicher Richtung, aus irgendwelcher Rücksicht auf Strömung oder Ernährung. *Cr. plana* sitzt in Schneckenhäusern, die von *Eupagurus* bewohnt werden, ebenso *Cr. convexa*, die sich aber noch ein wenig Beweglichkeit bewahrt.

Die Jungen sind, wie die kleinen Formen, im allgemeinen regsamer, und bei den Patellen scheinen die erwachsenen ihre Wanderungen ganz einzustellen.

Digitized by Google

Schliesslich muss wohl auch das „Dekollieren" des Schalenendes, das Abwerfen der oberen Windungen nach Abscheidung eines Septums, wie es bei Melanien vorkommt und bei Caeciden die Regel bildet, hierher gerechnet werden; denn die Ursache ist vermutlich in mechanischen Verhältnissen, welche auf die Verlegung des Schwerpunktes in den Vorderkörper beim Kriechen hinauslaufen, zu suchen. Ebendahin gehört die Loslösung des letzten Umganges bei vielen Landformen, die am Felsen leben; sie dürfte lediglich auf den Einfluss der Schwere beim Kriechen zurückzuführen sein.

Schutzmittel.

Das, was unter dieser Rubrik aufgeführt zu werden pflegt, lässt sich wohl nur schwer beurteilen. Wir haben noch viel zu wenig Einblick in die innere Ökonomie unserer Tiere, um sagen zu können, wieviel auf Kosten des Stoffwechsels zu setzen, und wieviel davon unter die Wirkung der natürlichen Auslese und Zuchtwahl gefallen sei. Manches allerdings scheint mit Sicherheit der letzteren zuzurechnen zu sein, sympathische Färbung, Mimikry (?), Schale (?), Schleimabsonderung (?), Ekelstoffe (?), Autotomie und Regenerationsfähigkeit, Lebenszähigkeit, reichliche Produktion (?), Viviparität (?), Gifte. Ich will versuchen, die wichtigsten Daten zusammenzubringen.

Schützende Absonderungen.

Ekelstoffe, namentlich unangenehme Gerüche, scheinen in erster Linie mit der Sekretion des Purpurs Hand in Hand zu gehen (s. a.). *Ancilla* unter den Olividen soll unglaubliche Schleimmassen absondern, auch von *Harpa* wird viel Schleim gemeldet. Die Giftdrüsen am Rüssel der Coniden und Mitriden, die in erster Linie gegen die Beute gerichtet sind, werden doch auch als Waffe benutzt. Die Eingeborenen vermeiden ängstlich den Stich ihrer Radula. Nach den Erfahrungen der Europäer dürfte er einen ähnlichen Schmerz verursachen, wie brennender Phosphor; es folgt eine Anschwellung wie eine Brandblase. Eingeborene behaupten, dass er mitunter tödlich verläuft, wobei man freilich an zufällige Komplikationen denken kann. Auf den Fidschiinseln*) wurde eine Dame von *Conus geographicus* in den Finger gebissen. Die Wunde erschien als ganz feiner Stich. Es traten mehrere Tage lang schwere Erscheinungen ein, ähnlich wie bei Curarevergiftung. Sämmtliche Muskeln waren gelähmt, ausser dem Herzen, das Sprachvermögen war geschwunden etc. Das Bewusstsein aber bleibt. Allmählich trat Heilung ein.

Der säurehaltige Speichel, der in erster Linie zur Bewältigung der Echinodermen dient, wird in verschiedener Weise als Waffe verwendet.

*) R. Glanvill Corney, Poissonsus molluscs. Nature 1902. S. 198.

Digitized by Google

Dolium spritzt nach Schoenlein*) aus seinem Rüssel einen dicken Strahl auf $^1/_2$ m Entfernung, auch *Cassis sulcata* spritzt stark, bei *Tritonium nodosum* quellen dagegen nur einige Tropfen heraus, *Tr. parthenopaeum* aber und *Tr. corrugatum*, sowie *Cassidaria* kennen den Gebrauch dieses Verteidigungsmittels gar nicht.

Schutzfärbung.

Hierher gehören die Fälle von Mimikry zwischen zwei Schnecken (s. unten).

Wie unten unter Purpur ausgeführt wird, betrachte ich die Pigmente als reine Abfallstoffe. Sie dürften in den meisten Fällen ohne Belang für das Tier sein. Bisweilen jedoch ist es ebenso sicher, dass die Färbung als Schutzmittel verwendet wird. Fraglich mag es sein bei *Janthina*, ob das Violett zur Meeresfärbung in Beziehung steht. Die wasserklaren Heteropoden haben aber ihre Durchsichtigkeit doch wohl in Anpassung an die Oberfläche erworben, wiewohl auch diese Glastiertheorie neuerdings auf Zweifel stösst. Immerhin ist es auffällig genug, dass die riesige *Carinaria*, welche Chun im westlichen Indic in der Tiefe fischte, braun ist mit weissen Flecken. Das spricht zu Gunsten der Farblosigkeit an der Oberfläche als Schutzanpassung. Am bestimmtesten äussert sich die Funktion bei solchen Formen, die zu anderen Organismen in ein dauerndes Verhältnis getreten sind. Heincke führt die leuchtend blaugrünen Streifen der Schale von *Helcion pellucidum* auf das irisierende Grün der Tange zurück, an denen sie haften, doch wechselt die Farbe sehr, da das Tier auch in Knollen oder Stengeln von Laminarien haust, von denen aus es nach Patellenart Wanderungen unternimmt (Boutan, Davis). Die Lacunen an der nordamerikanischen Küste sind in der Färbung den Laminarien angepasst, auf denen sie leben. Nach Lovén werden die Lacunen, die Brauntange fressen, grün; die aber von Floridеen sich nähren, werden rosa. Nur das letztere würde zur Schutzfärbung führen. *Littorina obtusata* gleicht den Blasen von *Fusus vesiculosus*, *L. pagodus* von Timor den Rauhigkeiten der spongiösen Felsen, auf denen sie haust. Ähnlich nehmen Calyptraeen die Farbe der Unterlage an. *Crepidula plana* an der nordamerikanischen Küste ist weiss auf weissem Grunde, die Verwandten, die auf Tangen oder dunklen Schneckenhäusern sitzen, sind braun. Unter den Varietäten der *Purpura lapillus* soll die helle mit dunklen Streifen den gleich gestreiften Felsen von Cornwall ähneln, wo sie sich findet. *Pedicularia* wechselt in der Farbe, je nachdem sie auf roten oder gelben Korallen lebt.

*) K. Schoenlein, Über Säuresekretion bei Schnecken. Zeitschr. f. Biol. XXXVI. S. 523—598. 1898.

Digitized by Google

Wenn wir in solchen Fällen vorläufig noch auf das kausale Verständnis des Zusammenhanges verzichten müssen, so tritt ein solches doch dann klar zutage, wenn bewegliche Schnecken jedesmal die Unterlage aufsuchen, die mit ihnen in der Färbung übereinstimmt. So ahmt *Ovulum uniplicatum* nach Osborn die Farbe der *Leptogorgia* nach, auf der es lebt. Auf einer Farbenvarietät der Pennatulide hatte auch die Schnecke die gleiche Färbung angenommen. Wurden verschieden gefärbte Tiere mit ihren Wirten in ein Bassin gesetzt, so suchten sie immer die ihnen entsprechenden aus; bei Isolierung mit anders gefärbten weigerten sie sich aber, auf denselben zu kriechen, und zogen es vor, im Bassin umherzuschweifen. Das zeigt doch wohl, dass es sich nicht um einen Farbenwechsel handelt, wie bei den Schollen etwa; vielmehr ist vermutlich die Farbenvariation der Schnecke unabhängig und primär erfolgt, und das Tier hat sich dann den passenden Wirt ausgesucht. Ganz ähnlich verhalten sich die Lamellariiden, die mit den Ascidien, auf und von denen sie leben, gleich gefärbt sind, oder die sich einem Granit anschmiegen, mit dem ihre Fleckung und Zeichnung übereinstimmt. Besonders weit geht die von Herdman beschriebene Anpassung der *Lamellaria perspicua* an das *Leptoclinum maculatum*. Die Schnecke zeigt dieselben Flecken wie die Synascidie, sie frisst sich so weit ein, dass ihre Oberfläche mit in die des Wirtes übergeht, ja noch mehr: zwei grössere elliptische Flecke täuschen dessen gemeinsame Kloakenöffnung vor. Der Vorteil liegt darin, dass *Leptoclinum* durch scharfe Spicula geschützt ist.

In anderen Fällen entsteht eine Schutzfärbung wohl mehr durch zufälliges Zusammentreffen äusserer und innerer Faktoren. Das Brackwasser der Mangrovesümpfe bedingt bei *Potamides* und *Imbricaria* eine stärkere Ausbildung des Periostracums, wodurch eine Anpassung an die Schlammfarbe entsteht. Unter den gleichen Gesichtspunkt gehört vermutlich die unscheinbare Färbung der meisten Formen im Süsswasser und auf dem Lande.

Endlich ist hierher zu rechnen das aktive Agglutinieren von *Xenophorus*, *Scaliola lapillifera* u. a. und der passiv erworbene Überzug, den viele Schalen, namentlich in der Litoralzone durch Besatz mit Fremdkörpern, Algen, Hydrozoen, Bryozoen erhalten, so *Patella*, *Haliotis*, *Triton* u. a. Sie werden vollkommen unkenntlich. Ein feiner Algenüberzug, drap marin, erscheint so dicht und gleichmässig, dass er oft genug für die natürliche Oberfläche der Schale gehalten wurde.

Die Schale.

Bei der Wahrscheinlichkeit, dass die Schale zuerst auf dem Lande als Trockenanpassung entstand und erst sekundär als Schild und schützendes Haus diente, wird man an die ausgebildeten Schalen der Seeschnecken kaum

Digitized by Google

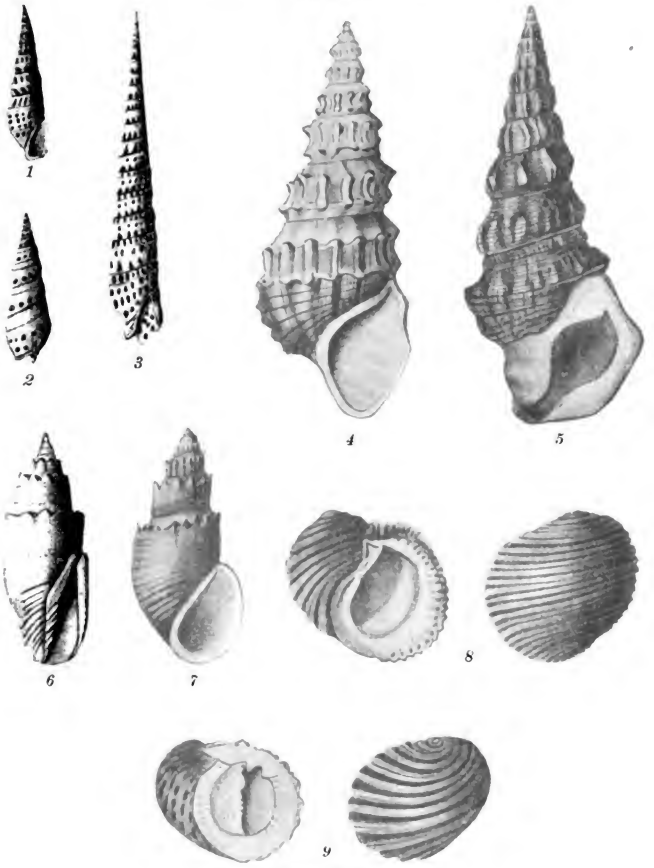
einen anderen Massstab anlegen dürfen. Rippen und Leisten, Dornen und Stacheln fallen wahrscheinlich unter rein mechanische Gesichtspunkte, so gut wie die Dicke der Schale einzig und allein nach dem Gesetz stärkerer Kalkabscheidung in der Wärme (Kesselstein) zu beurteilen ist; daher die übermässig starken Gehäuse, die unter dem Schwingungskreis in stärkster Tropenlage während der Kreidezeit erzeugt wurden, nachher aber wegen der damit verbundenen Schwerfälligkeit zum Untergang verdammt waren (s. oben). Wenn z. B. Dall meint, dass dünnwandige *Xenophorus*-Arten Fremdkörper zum Schutz agglutinieren, so ist es wohl möglich, dass die erste Erwerbung des Agglutinierens bei Helicinen auf dem Lande erworben wurde, um das Tier durch angeklebte Partikelchen unkenntlich zu machen. Das maximale Vermögen dagegen in grösserer Tiefe dürfte vielmehr den Zweck haben, das Einsinken im Schlick zu verhindern. Hier scheinen Chemie und Physik viel stärker die Herrschaft zu behaupten, als darwinistische Prinzipien. So nahe es z. B. liegt, bei den Coniden die Resorption der inneren Schalenteile und das Umlagern des Kalkes in die äussere Wand als mechanisches Schutzmittel aufzufassen, so schwindet dieses Moment sofort bei den Cypraeen, die dasselbe Verfahren einschlagen, aber die äussere, verdickte Wand unter den emporgeschlagenen Mantelrändern verbergen. Die Vermutung, dass der Stachelbesatz des Peristoms und seine flügelartige Verbreiterung vielmehr als mechanische Folge der Aussattung des Mantelrandes mit feinerem Gefühl und der Erwerbung von Tastern zusammenhängt, habe ich oben ausgesprochen. Ein Schutz ist daraus nur insofern erwachsen, als die Schnecke, im Wogenprall hin und her geworfen, immer wieder in die richtige Lage zurückfällt, so dass das schützende Haus nach oben kommt. Weitergehende Spekulationen in dieser Richtung dürften mit Vorsicht aufzunehmen sein.

Die allgemeine biologische Bedeutung der Form, hohes Gewinde bei beweglichen Tieren an senkrechten Wänden, flache Schalen auf ebenem Boden oder bei Sessilität u. dergl. s. oben, S. 40 ff.

Gräfin Linden hat versucht, die Schalenformen im Sinne der Eimerschen Gesetze vom organischen Wachsen zu verwenden; es zeigt sich, dass eine gleiche Wachstumsrichtung oder Homöogenesis, die sich nicht nur im äusseren Umriss, sondern auch in der Skulptur äussert, in ganz verschiedenen Familien auftritt und weitgehende Ähnlichkeiten hervorruft. Solche unabhängige Entwickelungsgleichheit verknüpft die Melaniiden mit anderen gestreckten Formen, so dass schliesslich nur die Mündung systematische Bestimmung erlaubt (Textfig. 212). Die schön gefleckte *Melania pantherina* wird in der Form der *Terebra muscaria* und in der Zeichnung der *T. corrugata* auffallend ähnlich. Ausgesprochene *Terebra*-Formen finden sich auch in *Melania terebriformis*, *subulata* und *Zeleborii*. Die Übereinstimmung läuft darauf hinaus, dass diese Melanien sehr wenig

Digitized by Google

Fig. 212.

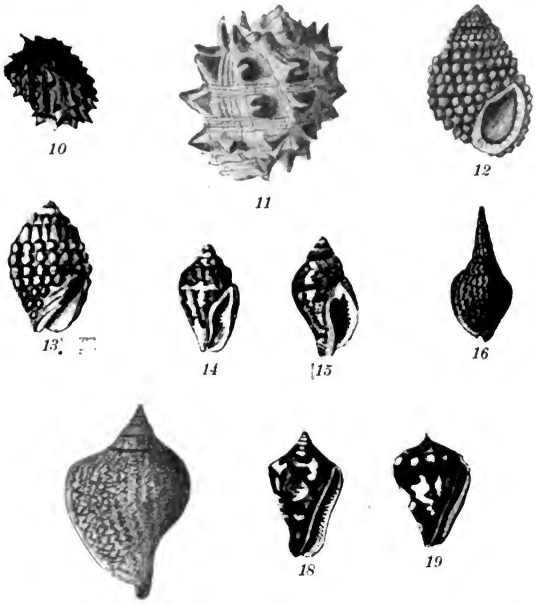


Homöogenetische Schalenformen.

1—3. *1 Melania pantherina* v. d. Busch. *2 Terebra muscaria* Lam. *3 Terebra corrugata* Lam. 4 und 5. *4 Melania spinata* Godw. *5. Potamides ebeninum* Brug. 6 und 7. *6 Mitra pontificalis* Lam. *7 Melania cybele* Gould. 8 und 9. *8 Tanalia Gardneri* Reeve. *9 Nerita exuvia* L.

Digitized by Google

Fig. 212 (Fortsetzung).



10. und 11. *10 Tanalia loricata* var. *erinacea* Reeve. *11 Ricinula horrida* Lam. 12 und 13. *12 Rissoa cimex* L. *13 Mitra cancellaroides* Aut. 14 und 15. *14 Columbella aspersa* Sow. *15 Buccinum maculosum* Lam. 16 und 17. *16 Columbella (Strombina) dorsata* Sow. *17 Strombus canarium* L. 18 und 19. *18 Columbella cedonulli* Reeve. *19 Columbella dupontiae* Kiener. Zu diesen würde gehören *Conus speciosus* Sow. Nach Gräfin Linden.

konvexe Umgänge haben, ein Charakter, der bei *Terebra* am schärfsten ausgesprochen ist. Nimmt man Formen mit noch flachen Umgängen, aber verbreiterter Basis, dann klingt *Melania* an *Chemnitzia* an, z. B. *M. immanis* an *Ch. lineata*. Dann kommen rippenartige Querskulpturen dazu, wie sie bei den schlanken *Terebra*-Formen sich meist auf die oberen Umgänge beschränken. Sobald sie das ganze Gehäuse überziehen und sich namentlich zu Knoten verstärken, entsteht der *Cerithium*-Typus, so dass *Melania spirata* mit *Potamides echeninum* übereinstimmt und die Formen von *M. asperata* echten Cerithien gleichen. Verwandeln sich bei der letzten Art die Knotenreihen in Längskiele, dann haben wir den Übergang zur *Turritella*, der namentlich bei *Cla-*

Digitized by Google

viger, doch auch bei *Cerithium* vorkommt. Melanien mit Gitterskulptur gleichen der *Mitra granulosa*, auch die *Mitra pontificalis* mit ihrem gekrönten Kiele hat ihre Parallele unter den Melanien, und die *Cerithium*-Ähnlichkeit tritt wieder auf in Südamerika bei *Doryssa*, aber mehr nach *Pyrazus* hin, mit kräftigen Längskielen und Querrippen; so ähnelt *Doryssa macapa* vom Amazonas dem chinesischen *Cerithium* (*Pyrazus*) *sulcatum*. Cerithiumähnliche Schalen finden sich ausserdem in den Gattungen *Claviger*, *Melanatria*, *Pirenopsis*, *Faunus*. *Hemisinus* erinnert in niedrigen Spezies an *Columbella* und *Mitra*, in hochgewundenen an *Cerithium*. Die Melaniide *Tanalia* zeigt ausgesprochenen *Nerita*-Charakter (*T. Gardneri* und *N. exuvia*). Wenn die Tanalien auf den Längskielen Knoten und Stacheln tragen, erinnern sie, z. B. *T. loricata* var. *erinacea* Reeve, an Purpuriden, speziell an *Ricinula horrida*. *Paludomus* hat die Form von *Paludina*, die Zeichnung von *Natica;* die letzte Melaniide *Philopotamus* weist auf Ampullarien hin.

An die Cerithien erinnern vielfach auch die Pleurotomiden, die andererseits durch ihren langen Sipho in die Fusidenform übergehen, wobei die in Querstreifen zusammenfliessenden Fleckenreihen die Ähnlichkeit erhöhen. So passt *Pleurotoma australis* mit *Fusus tenuiliratus* zusammen und *Pl. marmorata* mit *F. variegatus*.

Andererseits geht die Form von *Pleurotoma* in die von *Conus* über, namentlich wenn man die fossilen betrachtet.

Die Cancellariiden strahlen ähnlich nach verschiedenen Richtungen auseinander, eiförmige gleichen *Cassis* und *Cassidaria* — *Cancellaria reeveana*, *Cassis abbreviata*, *Cassidaria echinophora* gehören scheinbar zusammen —, langgewundene mit Gitterskulptur erinnern an *Triton* und *Purpura* — *Cancellaria cancellata* und *C. spengleriana* —, noch andere repräsentieren Formen von *Turbo* mit Längskielen und mit treppenförmig abgesetzter Naht — *Cancellaria tuberculata* und *Turbo japonicus*. *Conus* schlägt oft eine Entwickelungsrichtung ein, die zu *Oliva* hinführt.

Unter den Rissoiden erinnern viele Arten von *Rissoina*, z. B. *R. erythraea*, *R. labrosa*, *R. bellula*, trotz dem Grössenunterschied, zum Teil in der Skulptur der Schale, zum Teil selbst in der Form der Mündung und der Verdickung der Aussenlippe, an Cerithiiden, und zwar bald mehr an *Cerithium*, bald mehr an *Pyrazus*. *Rissoia* gleicht dagegen nach Form und Mündung viel eher einem *Cyclostoma*.

Besonders vielseitig sind die Columbelliden. Schalenform und Zeichnung deuten häufig auf *Buccinum*, z. B. *Columbella aspera* und *B. maculosum*. Die beiden Untergattungen „*Strombina*“ und „*Conidea*“ weisen schon durch den Namen auf die verschiedene Ähnlichkeit hin, *Columbella dorsata* erhält ausser der Zeichnung den Peristomflügel von *Strombus*, die conusartigen tragen Zickzackquerbinden, so *Columbella Philippinarum*, und *Columbella cedonulli* erinnert direkt an *Conus cedonulli*. Andere Columbellen nähern sich bestimmten *Mitra*-Arten, *C. fulgida* und

Digitized by Google

M. crenifera, C. Hotessieri und *M. crispata.* Umgekehrt werden auch Spezies von *Mitra* columbellaähnlich, in der Struktur z. B. *M. cancellarioides* und *C. monilifera.*

Vorläufig sind unsere Kenntnisse von den verwandtschaftlichen Beziehungen noch zu gering, als dass sich entscheiden liesse, ob es sich in allen den Fällen, die Gräfin Linden*) anführt, um völlig unabhängige Entwickelung handelt. Sicher aber scheint es, dass sich die natürliche Auslese im darwinistischen Sinne solche Ähnlichkeit nur dann zunutze machen konnte, wenn die übereinstimmenden Formen den Wohnort teilen und eine von ihnen eine besondere Schutzanpassung erworben hat. Diese Bedingung trifft zu für *Strombus mauritianus* und *Conus janus*, beide aus dem Litoral von Mauritius, der letztere durch seine Giftzähne geschützt (Textfig. 213).

Fig. 213.

A Strombus mauritianus Lam., mimetisch nach *B Conus janus* Hwass. Beide von Mauritius. Nach Cooke.

Carrière hat einen Fall bekannt gemacht, den er ebenso für Schalenmimicry hält. Marginellen stimmen mit *Pseudomarginella* und anderen systematisch nicht genügend festgelegten Formen, die an gleichem Orte, an der westafrikanischen Küste hausen, überein. Doch bleibt es unklar, welche Form das Original, welche die mimetische sei, ebenso, worin der dadurch bewirkte Schutz besteht. Viel klarer ist umgekehrt die Fähigkeit sessiler Formen, die anfangs normale Schale später in der verschiedensten Richtung der Umgebung anzupassen; am weitesten gehen vielleicht die Calyptraeiden.

Auf rein mechanische Gründe muss es wohl zurückgeführt werden, wenn Dall eine *Littorina* in der Brandung von Alaska gedrungener und bauchiger werden sah; doch widerspricht dem die Beobachtung Haacke's, wonach an der australischen Küste die in Höhlen und Löchern sitzenden Exemplare einer *Littorina* gedrungener, dickschaliger und dunkler sind, als die an der besonnten Fläche. Kommt hier die reine Wirkung der Schwere am Felsen für die Verlängerung der Spira in Frage?

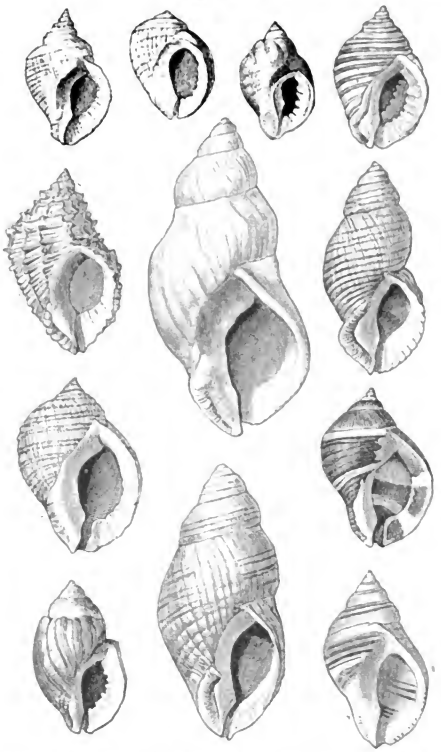
Von *Purpura lapillus* in englischen Gewässern stellt Cooke eine auffallend reiche Variationsserie zusammen, von der ich einige bringe (Textfig. 214). Neuerdings hat sich die statistische Methode des Themas bemächtigt, ohne dass gerade bestimmte biologische Beziehungen heraus-

*) M. Gräfin Linden. Unabhängige Entwickelungsgleichheit (Homöogenesis) bei Schneckengehäusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII. S. 708—728. Biol.-Zentralbl. XVIII. S. 697—703.

Digitized by Google

gekommen wären. Baker*) hat *Pyramidula alternata* so behandelt, Malard**) die *Patella vulgata, athletica, hypothetica, Servaini* nach

Fig. 214.



Purpura lapilsus. Lokalformen von der britischen Küste. Nach Cooke.

Horizontal- und Vertikalindices; am wichtigsten sind wohl die Ergebnisse von Bumpus***) an *Littorina littorea.* Die Schnecke soll erst

*) Baker, Spirevariation in *Pyramidula alternata.* Amer. Natural. XXXVIII. 1904. S. 661—668.

**) Malard, Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des Patelles. Bull. Mus. hist. nat. Paris. IX. 1903. S. 270—274.

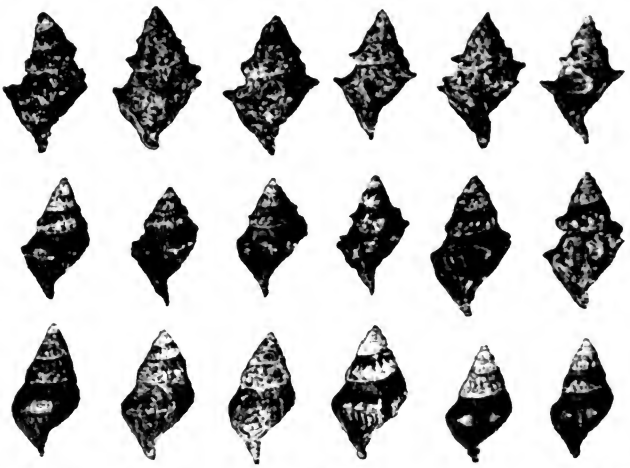
***) H. C. Bumpus, The variations and mutations of the introduced *Littorina.* Zoolog. Bull. Boston. I. 1898. S. 247—259. 14 Kurventafeln.

Digitized by Google

vor einem halben Jahrhundert von England aus nach der amerikanischen Küste verschleppt worden sein, und jetzt zeigt sich, dass sie dort nach Gewicht und Form der Schale auffallend variiert, und zwar nach jeder Richtung stärker als die englische Stammform. Das Resultat scheint nur deshalb nicht ganz einwandfrei, weil die Schalenspitze in Amerika besonders stark durch Algen korrodiert wird und daher eine kräftige Ersatzbildung Platz greift. Freilich könnte man auch die Einwirkung der Algen als Beweis nehmen, dass das Tier den neuen Verhältnissen, zu denen auch die Mitbewohner gehören, weniger angepasst ist und somit zu reicherer Variation angeregt wird.

Eine sorgfältige Analyse der Variation bei der Pleuroceride *Jo* hat Ch. Adams*) gegeben aus dem Flussgebiet des Tennesseeriver (Textfig. 215).

Fig. 215.



Fortlaufende Reihe von *Jo*, die mit glatten Formen beginnt und mit bedornten endet. Nach Ch. Adams.

Es zeigt sich, dass eine starke Abänderung statthat in den verschiedenen Zuflüssen von der Quelle mit stärkerem Gefälle bis zu dem ruhigen Unterlauf. Glatte Schalen gehen allmählich in stark bedornte über, wobei zugleich die Form etwas wechselt. Die Extreme wurden früher als besondere Arten geführt. Man wird an die tertiären Paludinen erinnert, die Neumayr von Slawonien beschrieben hat.

*) Ch. C. Adams, Variation in *Jo*. Proceed. Amer. Assoc. for the advanc. of sc. II. 1900.

Digitized by Google

Cooke hat bereits über Gibbons' Ergebnisse an tropischen Littorinen berichtet (Quart. Journ. Conchol. I). Formen des Brackwassers und Landes sind dünnschaliger, bunter und schärfer gezeichnet, als die marinen Verwandten, so namentlich die afrikanische *Littorina intermedia*, welche sich mit einem Schleimhäutchen an Grashalmen befestigt, am Rande von brackischen Sümpfen, wo sie die volle Sonne aushält und nur gelegentlich etwas Tau bekommt als einzige Feuchtigkeitsquelle. Besonders merkwürdig aber erscheint es, dass diese und ähnliche Arten zwar im Brack- und Süsswasser dünnschaliger sind, als im Seewasser, dass aber keineswegs eine fortlaufende Skala eingehalten wird. Vielmehr zeigt sich, dass die Schale der Land- und Süsswasserformen zwar zarter ist, als die der marinen, aber doch dicker als die der Brackwasserformen. Der Schluss, den ich daraus ziehe, ist der, dass die Tiere ursprünglich Landtiere sind, die beim Untertauchen im Brackwasser kümmerlicher werden. Erst nachdem sie den Übergang zum Meere durchgemacht haben, partizipieren sie an dem Gesetz, wonach in tropischen Meeren die Kalkablagerung besonders leicht gemacht ist.

Cypraeiden von Neukaledonien zeigen zum Teil einen auffälligen Schalendimorphismus, insofern, als manche die normale Form behalten, andere aber an beiden Enden verlängert werden. Auch hier war die Aufstellung verschiedener Spezies die Folge.

Aporrhais nimmt nach Jeffreys mit der Tiefe des Wassers an Grösse ab, ähnlich *Rissoa*, die in der Gezeitenzone am grössten ist.

Das **Operculum** gibt auf dem Lande einen Trocken-, im Wasser einen mechanischen Schutz ab; natürlich tritt der letztere auch bei Landformen hinzu. Sein häufiges Fehlen, selbst bei Nächstverwandten, erklärt sich leicht aus den äusseren Bedingungen. Bei *Concholepas peruvianus* kann der Deckel nach Cooke die Mündung der Schale nicht verschliessen; er schützt die zarten hinteren Körperteile, wenn das Tier bei der Verfolgung von *Mytilus*, seiner Nahrung, sich vom Boden zu erheben gezwungen ist. Worauf das Verschwinden des Operculums bei vielen Formen beruht, ist schwer zu erklären, am ehesten noch bei Tiefseeformen, die den Schutzapparat nicht zu brauchen scheinen. Der Umstand, dass bei manchen Arten der Deckel individuell fehlen kann, deutet wohl an, dass er in vielen Fällen biologisch indifferent ist. Von *Volutharpa* wird angegeben, dass er zumeist fehlt. 15% dagegen haben ihn noch, doch in auffallender Umbildung. Der Anfang ist nach Dall eiförmig mit submarginalem Nucleus. Die Vergrösserung geschieht aber so, als wenn ein zweites Operculum in Form einer Schneide unter dem ersten hervorwüchse.

Autotomie und Regenerationsbefähigung.

Harpa ist imstande, beim Zurückziehen ins Gehäuse das Fussende abzutrennen, wobei ein quer verlaufender Blutsinus das Punctum minoris

Digitized by Google

resistentiae abgeben soll. Ob damit eine Schutzvorrichtung, etwa gegen verfolgende Fische, vorliegt, wissen wir nicht, ebensowenig, ob das Fussende wieder nachwächst. Das Abwerfen des Endes findet sich ebenso bei *Stomatia*.

Sonst sind Fälle von Regeneration keine Seltenheit, wenn auch das künstliche Experiment hier weniger gearbeitet hat als an Pulmonaten. Eigentümlich sind manche dabei vorkommende Missbildungen, die im Sinne der Entwickelungsmechanik wohl besondere Beachtung verdienen. *Triton* regeneriert amputierte Fühler u. dergl. Dasselbe gilt von Patellen und anderen. Eine *Subemarginula* hatte jederseits den Augenträger und das Auge verdoppelt, ebenso eine *Patella* auf einer Seite. Das merkwürdigste hat Dimon*) bei *Nassa obsoleta* beobachtet. Während gewöhnlich der Fühler das Auge an seitlicher Anschwellung trägt, war hier eine zweite Fühlergeissel auf der anderen Seite des Auges entwickelt und damit zugleich das Auge verdoppelt, also gewissermassen ein Tentakel mit zwei Augen an der Spitze, das sich oben auf beiden Seiten ausserhalb der Augen in je eine Geissel auszieht; ja noch mehr, die eine Geissel war wieder gespalten, mit einem dritten Auge an der Gabelungsstelle. Sykes (Presidential address. Proc. mal. Soc. 1905) bildet von einem *Cyclophorus* ein Tentakel ab, das eine senkrecht abgezweigte Nebenspitze trägt.

Freilich erfahren wir nicht, ob diese Abnormitäten, wie wohl anzunehmen, auf Regeneration beruhen. Ein abgerissenes Operculum von *Nassa* wird, wenn auch langsam, wieder erzeugt, so gut wie *Haliotis* nach Boutan imstande ist, unter geeigneten Bedingungen die Ablösung der ganzen Schale zu ertragen und eine freilich kümmerliche Ersatzschale zu schaffen. Ob diese lockere Sekretion, die in der Fläche wohl nur dem Hypostracum entsprechen kann, imstande ist, allmählich durch Verstärkung der Kalkeinlagerung und durch festes Verbinden mit dem Epithel über den Schalenmuskeln wieder volle Funktionsfähigkeit zu erlangen, bleibt noch zu untersuchen.

Zähigkeit.

Der Schutz, den das Operculum gewährt, ist in erster Linie gegen klimatische Änderungen, weniger gegen Feinde gerichtet. Wir wissen noch wenig, wie lange Prosobranchien Trocknis zu ertragen vermögen, am wenigsten wunderlicherweise von den Landformen. Am auffallendsten ist die Trockenstarre von *Ampullaria*, die sich selbst in der Wärme von Kalkutta auf fünf Jahre erstreckt haben soll; *Littorina* hielt nach Pizon ein Jahr im Trocknen aus, ebensolange eine australische *Bythinia*.

* A. C. Dimon, The mud snail: *Nassa obsoleta*. Cold Spring Harbour's monographs. Brooklyn 1905.

Digitized by Google

Immer handelt sich's wohl um Tiere, die in ihrer natürlichen Umgebung ähnlicher Unbill zeitweilig ausgesetzt werden. Manche *Mitra*-Arten der Philippinen halten sich lange ausser Wasser, ähnlich *Planaxis*. Doch fehlen genauere Angaben.

Unter einen verwandten Gesichtspunkt fällt die Tatsache, dass Paludinen Einfrieren und Transport im Eis vertragen, und wieder unter einen anderen das Verhalten mancher Formen gegen den Wechsel des Mediums. Vom Brackwasser ist bereits oben die Rede gewesen. Hie und da kommen besonders starke Anpassungen vor; so halten sich Melanien und Melanopsen in Oasen des südlichen Algier in Gewässern, die mit Salz überladen und völlig untrinkbar sind, also Tiere aus einer rein fluviatilen Gruppe. Umgekehrt erträgt *Neritina cornea*, also aus einer Familie, die allen Medien angehört, den Aufenthalt im Seewasser nach Guppy nicht über 12 Stunden, woraus E. A. Smith folgert, ihre Verbreitung über viele Südseeinseln erkläre sich durch Verschleppung der kalkigen Eicocons, ein Schluss, den ich kaum gelten lassen kann; vielmehr geht die Verbreitung auf uralten Landzusammenhang zurück.

Hierher gehören Beudants alte Versuche, die Semper bereits in den natürlichen Existenzbedingungen der Tiere verwertet hat. Er bildete zwei Parallelreihen; die eine begann mit Süsswasserformen, deren Aquarium ganz allmählich Salz zugefügt wurde, die andere mit marinen Formen, die allmählich an Süsswasser gewöhnt wurden. Die Reihe ist die folgende (siehe Tabelle A und B auf nächster Seite).

Bei den marinen Arten fällt es auf, dass die drei ersten, die schliesslich im Süsswasser so gut aushielten wie im salzigen, alle sich durch gelegentlichen Aufenthalt ausserhalb des Wassers auszeichnen und wahrscheinlich alle freie Luft zu atmen vermögen (s. u.). Ferner ist es in hohem Masse bemerkenswert, dass die Ergebnisse des künstlichen Experimentes weit über alle die Anpassungen hinausgehen, die in der freien Natur vorkommen; denn hier reicht z. B. *Neritina fluviatilis* nur in die östliche, nicht in die etwas stärker gesalzene westliche Ostsee, und die drei obengenannten Vorderkiemer des Süsswassers meiden sie ganz.

Über einige ähnliche Beziehungen siehe den nächsten Abschnitt.

An fossilen hat neuerdings B. Smith*) den Einfluss der Aussüssung auf die Schalenform studiert. Es liess sich nachweisen, dass *Volutilithes petrosus* in amerikanischem Eocän in Schichten lag, die in einer flachen Meeresbucht mit wechselndem See-, Brack- und Süsswasser abgelagert waren. Da zeigten die Lokalformen ein starkes, oft monströses Anschwellen des glatten Apex und des nächstfolgenden Schalenstücks. Die Differenzen und die verschiedene Geschwindigkeit in der Ausbildung der dadurch bedingten Entwicklungsreihen, die zu Zwergformen und zum Aus-

*) Burnett Smith, Phylogeny of the races of Volutilithes petrosus. Proceed. Ac. nat. sc. Philadelphia LVIII. 1906. S. 52—76.

Digitized by Google

sterben führen, schienen mit der Stärke der örtlichen Umwandlungen der Umgebung parallel zu gehen.

A. Versuche mit Süsswasserschnecken.

	Anfangszahl am 1. Mai	Zahl am 15. Juli		Zahl am 15. Oktober	
		in Süsswasser	in Salzwasser von 2%	in Süsswasser	in Salzwasser von 4% seit 16 Tagen
Paludina vivipara . .	30	23	24	21	11
Bythinia tentaculata .	50	38	35	31	17
Valvata piscinalis . .	60	42	39	27	30

B. Versuche mit Seeschnecken.

	Anfangszahl am 1. Januar	Zahl am 1. Juni		Zahl am 15. Septemb.	
		in Meerwasser	in halb süssem	in Meerwasser	seit 15 Tagen in ganz süssem
Patella vulgata . . .	30	23	21	16	15
Turbo neritoides . . .	50	39	37	22	25
Purpura lapillus . . .	30	28	26	19	17
Fissurella uncibosa . .	30	21	18	14	—
Haliotis tuberculata . .	15	13	11	5	—
Buccinum undatum . .	20	17	13	11	—

Die wunderliche Zähigkeit der Pterotracheiden, noch ohne Kopf sich lange im Schwarme der intakten Tiere umherzutreiben, kann wohl weniger im Sinne der Arterhaltung gedeutet werden.

Periodizität. Lebensdauer.

Wir wissen nur sehr wenig von dem Alter, das Prosobranchien erreichen können. *Paludina* soll nach Herzog 8 bis 10 Jahre leben können, was man bei der Art der Fortpflanzung, die auf nur einmalige Befruchtung zu deuten scheint, mit Recht bezweifeln mag. Oder handelt sich's um Aquarienbewohner, die nicht zur Fortpflanzung schritten? Nach meinen Erfahrungen mögen diese Schnecken in der freien Natur

Digitized by Google

das zweite Jahr nicht überdauern. Nach Waters erreicht *Littorina littorea* erst nach dem ersten Jahr ihre Ausbildung nach Form und Farbe. Ein Exemplar, das er als etwa zehnjährig schätzte, lebte im Aquarium noch zehn weitere Jahre. Dass grosse Tropenformen relativ alt werden, unterliegt wohl keinem Zweifel, doch fehlen genauere Beobachtungen.

Leider sind wir betreffs der Jahreszeiteneinwirkung auf die marinen Vorderkiemer gänzlich im Dunkeln. Wir sehen deutlich an den Schwielen der Tritonen, Muriciden u. s. w., dass ein Wachstum, eine bestimmte Periodizität herrschen muss. Bald beträgt die Periode einen halben Umgang, bald einen bestimmten Bruchteil davon. Aber noch niemand scheint sich darum bemüht zu haben, den Zusammenhang im einzelnen aufzuklären. Tryon gibt an, dass bei manchen Calyptraeiden Muster und Dicke der Schale von Strecke zu Strecke auffällig abwechseln; es liegt wohl nahe, hier an den Einfluss der Jahreszeiten zu denken und die derbere Struktur der höheren Wärme zuzuschreiben.

Ob die Resorption oder Verdünnung der inneren Schalenteile bei Coniden und Cypraeiden kontinuierlich oder periodisch vor sich geht, ist ganz unbekannt. Für die Steigerung der Funktion zu bestimmter Zeit spricht wohl das gelegentlich beobachtete Maximum, wonach bei Cypraeen auch der letzte Umgang, d. h. die äussere Wand, vollkommen verschwand und nur ein dünnes Häutchen blieb, das sich nicht als Schale konservieren liess. (Auch *Haliotis* verträgt nach Boutan unter genügender Schonung die gänzliche Ablösung der Schale und bildet nachträglich nur ein dünnes Conchinhäutchen, s. o.) Bemerkenswert dürfte sein, dass solche Resorption der inneren Schalenteile zur Verstärkung der Aussenwand auf Warmwasserformen der Gezeitenzone beschränkt zu sein scheint. Strandschnecken zeigen unter Umständen eine bestimmte Periodizität, die von den Gezeiten abhängt (s. u.). Wieder eine andere, mit Wanderungen verbunden, ist mit der Fortpflanzung verknüpft (s. u.). Die Kaurischnecken, *Cypraea moneta*, müssen wohl in bestimmter Abhängigkeit zu den Gezeiten stehen, und zwar zu den Springfluten. Denn es gilt als Regel, dass sie, die in so grosser Menge als Handelsartikel gebraucht werden (s. u.), an den Malediven von den Weibern drei Tage vor und drei Tage nach Vollmond und Neumond gefischt werden, wiewohl doch die hohe Flut am wenigsten einladend sein kann. Sollten sich die Tiere wirklich vor dem steigenden Wasser zurückziehen und nur an der obersten Grenze leben, so dass sie bei steigendem Wasser sich häufen? Der Gedanke, die Cypraeen als Halbnacktschnecken vom Lande herzuleiten, würde dadurch festere Unterlage gewinnen (s. o.), zumal auch in demselben Gebiet, wo offenbar jetzt die Geldschnecke das Maximum der Produktion unter den Cypraeen darstellt, das Maximum der terrestrischen Halbnacktschnecken liegt.

Digitized by Google

Rhizochilus antipathicus umklammert beim Heranwachsen die Korallenäste mit den Peristomrändern, so dass die Mündung bis auf einen engen Siphokanal geschlossen ist. Tryon vermutet darin eine vorübergehende periodische Erscheinung, so dass bei guter Jahreszeit durch Resorption der Schalenränder wieder Freiheit geschafft würde.

Einfluss der Wärme.

Melania tuberculata lebt nach Raymond bei Constantine in Quellen von 32° C., Hydrobien selbst in Thermalquellen von 42°. Das Einfrieren von Paludinen ist vielleicht der Gegenpol. Neuerdings beobachtete Miss Willcox selbst an einer *Patella* die Kältestarre. Das Tier war in Eis eingeschlossen und starr, erholte sich aber wieder*). Solche Einzelanpassungen wollen wenig sagen. Viel wichtiger ist der allgemeine Einfluss der Temperatur für die Verbreitung, die Heteropoden sind Warmwasserformen, die Bucciniden haben umgekehrt ihre höchste Ausbildung gegenwärtig im höheren und hohen Norden unter dem Schwingungskreis. Am charakteristischsten ist die Verbreitung der Landdeckelschnecken. Die ältesten, die Neritiden im weiteren Sinne, sind in der Kälte unter dem Schwingungskreis ins Süsswasser und Meer geflüchtet, die nächstalten, die Cyclophoriden, gehen in kleinen Formen bis in die Alpen etwa, in den grossen haben sie sich auf die wärmeren Gebiete um Ost- und Westpol diskontinuierlich beschränkt, die jüngsten, die Cyclostomaceen, sind viel weiter nordwärts vorgedrungen. Die Höhlenformen haben lediglich bestimmte Temperaturen aufgesucht. Das Kapitel von der Verbreitung bringt genügend Beispiele. Auf die Bedeutung der Wärme für die Kalkabscheidung ist bereits hingewiesen worden. Die stärksten Schalen gehören dem warmen Wasser an.

Die Fortpflanzungsperiode fällt bei den meisten Seeschnecken in die kühlere Jahreszeit.

An *Pterotrachea* untersuchte Knoll**) die Wirkung der Wärme auf verschiedene Organe. Während das Herz normal in der Minute durchschnittlich 67mal pulsierte, steigerte sich die Zahl der Herzschläge bei 34—37° auf 160—180. Dann trat eine Abnahme ein, mit häufigem Stillstand. Bei 39—40° erfolgte meist völliger Stillstand. Die Fussmuskulatur zeigte ähnliche Beschleunigung, der Stillstand trat schon früher ein. Der Darmkanal wurde am wenigsten alteriert. Bei nachträglicher Abkühlung treten die Funktionen meist wieder auf, jedoch

*) M. A. Willcox, Biology of *Acmaea testudinalis* Müller. Amer. Naturalist XXXIX. 1905. S. 325—333.

**) Th. Knoll, Über die Herztätigkeit bei einigen Heteropoden und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzungsber. Ak. Wien CII. 3. Abtlg. 1893. S. 387, 405.

Digitized by Google

mit mangelnder Regelmässigkeit. Die Schlussfolgerung für das Freileben der Tiere ergibt sich von selbst.

Nebenbei mag hier bemerkt werden, dass nach Jeffroys *Homalogyra* in der Minute 100 Herzschläge macht.

Die Oeconomie des Wassers.

Bei den terrestrischen Vorderkiemern besteht eine ähnliche Abhängigkeit vor der Feuchtigkeit, wie bei Lungenschnecken; doch scheint sie einen anderen praktischen Ausdruck zu finden. Wenigstens finde ich keinen Anhalt für die Annahme, dass die Haut durch Vermittlung hygroskopischer Schleimdrüsen Wasser aus der Luft oder von der Oberfläche aufnehmen könnte. Der Schutz des Deckels scheint diese Seite des Haushalts nicht zur Entwicklung kommen gelassen zu haben. Die Einfuhr findet wohl nur per os statt. Fraglich ist es indessen, ob nicht doch die Aufnahme des Schwellwassers bei *Natica* u. a. ursprünglich auf dem gleichen Vorgang beruht, wie bei den Pulmonaten, jedoch lediglich durch die Vermittlung der Fussdrüse.

Sehr eigenartig sind die von den Philippinen bekannt gewordenen Fälle, in denen einige Landdeckelschnecken die Rippen der Schale zu Wasserspeichern umgewandelt haben. Sie rücken auf den letzten Umgängen weit auseinander, vergrössern sich und wölben sich blasenartig. Unter ihnen hält sich das Wasser, so dass das Tier auch während

Fig. 216.

Palaina mirabilis Möll., vergrössert. Links in natürlicher Grösse. Nach v. Möllendorff.

trockner Zeit gewissermassen in feuchter Umgebung bleibt. Ich gebe ein Beispiel aus Möllendorff (Materialien zur Fauna der Philippinen. XI. Die Insel Leite. Ber. Senckenb. Ges. 1893).

An Littorinen hat zunächst Mitsukuri*) interessante Versuche gemacht, die beweisen, dass die Tiere die Berührung mit dem Wasser scheuen. Man kann wohl das Resultat kurz dahin zusammenfassen, dass sie, wiewohl sie Kiemen haben, die Orte höchster Feuchtigkeit an der Meeresküste auf dem Lande aufsuchen. Ähnlich verhält sich

*) K. Mitsukuri, Negative Phototaxis and other properties of *Littorina* as factors in determining its habitat. Annot. zool. jap. Tokyo 1901. IV. S. 1—19.

Digitized by Google

Pomatiopsis; sie liebt feuchte Orte an Flüssen, ist aber, trotz der Kieme, Luftatmer. Vermutlich verhält sich *Planaxis* am Seestrande ebenso und, wie es scheint, sogar die Cypraeen (s. o.). Bei *Nassa obsoleta* beobachtete Dimon sogar, dass sie oft Luft durch den Sipho in die Atemhöhle einholt. Wenn sie in den Schlick kriecht, streckt sie anfangs noch den Sipho heraus; wenn sie tiefer kommt, zieht sie ihn ein und ruht im Boden.

Patellen wandern während der Ebbe nach Nahrung umher. Nach Willey (Nature LIV, S. 124) halten sie sich bei niedrigem Wasser am Grunde von Felsblöcken und steigen mit der Flut bis auf deren Spitze empor. Nach Davis und Fleure nehmen sie feuchte Luft in die Nackenhöhle, die als Lunge dient (s. o). Auch Acmaeen atmen bisweilen freie Luft ein. *Trochus* hält sich viel ausserhalb des Wassers auf. Selbst *Purpura lapillus* verfolgt ihre Beute während der Ebbe über trockenen Felsen (Jeffreys). Das Luft-Wasser-Bedürfnis der Ampullarien ist verschieden. *Ampullaria insularum* gebraucht den linken Sipho nur zur Aufnahme von Luft, das Atemwasser dringt durch die Mantelöffnung zwischen jenem Sipho und dem Kopf ein; *Lanistes* nimmt sowohl die Luft wie Wasser durch den linken Sipho ein; der rechte besorgt bei beiden die Abfuhr des Atemwassers (Bavay, Bouvier, Fischer). Von Neritinen lebt *Neritodryas* auf den Philippinen ausserhalb des Wassers, auf ozeanischen Atolls (Funafati) steigen auch ächte Neriten auf Bäume, nach Hedley. Die Tatsachen laufen auf die früher gegebene Auffassung hinaus, dass möglicherweise selbst die Kieme ursprünglich auf dem Lande erworben wurde, dass aber zum mindesten die Respiration genau so gut in der Luft erfolgt, die mit Wasser gesättigt ist, als in Wasser, das mit Luft gesättigt ist, gleichgültig, ob durch Lunge oder Kieme. Die Lunge scheint erst unter gewisser Entfernung vom Wasser, bei trockner Luft, sich gebildet zu haben, da dann der gesättigte Luftraum erst in einer abgeschlossenen inneren Höhlung hergestellt werden konnte.

Für Littorinen hat Bohn*) die Sache weiter verfolgt, von einem allgemeinen Gesichtspunkte. Er hat an der Tierwelt der Brandungszone experimentiert, um die Abhängigkeit ihrer Gewohnheiten von dem Wechsel der Umgebung festzustellen und die Ursachen des biologischen Zusammenhangs zu ergründen.

Die vivipare *Littorina rudis*, die zu oberst an den Felsen haust, wird nur alle 14 Tage von der Flut erreicht. Inzwischen trocknet sie, in Ritzen versteckt, allmählich ein, verschliesst ihr Haus mit dem Deckel und verharrt unbeweglich; sie steht unter dem Einfluss der „Anhydrobiose". Wenn sie dann wieder von der Woge getroffen wird, kommt

*) G. Bohn, Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations du niveau des hautes mers. Compt. rend. Ac. sc. Paris. CXXXIX. 1904. S. 610—611.

—— Oscillations des animaux littoraux synchrones de la marée. Ibid. S. 643—646.

—— L'anhydrobiose et les tropismes. Ibid. S. 809—811.

Digitized by Google

wieder die aktive Periode, unter dem Einfluss der „Hydratation"; während derselben steigt sie am Felsen weiter empor und setzt sich dem Lichte aus.

Dieselbe Periodizität zeigen die Tiere monatelang auch im Terrarium, also ohne der Ebbe und Flut ausgesetzt zu sein. Bei feuchter Luft kommen sie zur Zeit des Hochwassers aus ihren Verstecken heraus und gehen nach höheren und belichteten Stellen, um sich dann wieder zu verkriechen. Aber selbst bei trockner Luft zeigt sich dasselbe Verhalten; die Tiere werden zur Zeit der Hochflut rege und ein wenig Anfeuchtung macht sie alle munter. Die verschiedene Reizbarkeit lässt sich auch dadurch feststellen, dass zur Zeit des hohen Wasserstandes der geringste Stoss Bewegungen auslöst, beim Tiefstand dagegen nicht. Geotropismus und Phototropismus werden also allmählich negativ, bei steigender Flut aber wieder positiv. — *Littorina littorea* und *obtusata* aus der Stufe des *Fucus platycarpus* und *F. serratus*, also aus tiefern Stufen der Brandungszone, zeigen ähnliche Schwankungen, die sich jedoch, den Verhältnissen des Niveaus entsprechend, innerhalb eines Tages abspielen.

Die Beziehungen zum Licht wurden experimentell folgendermassen festgestellt: Setzt man Littorinen auf eine horizontale Fläche bei andauernd gleichmässiger Beleuchtung, so orientieren sich die Schnecken in einer bestimmten Richtung, die Bohn Linie der Lichtwirkung (force lumineuse) nennt. Schnecken von derselben engsten Lokalität stellen sich, wenn man sie auseinanderlegt, genau parallel ein. Die Tiere bewegen sich nun in dieser Richtung weiter, doch mit Schwankungen nach rechts und links, die, genau wie die Ausschläge eines Pendels, immer geringer werden. Die Ausschläge hängen wieder mit den natürlichen Verhältnissen zusammen. *L. rudis* zeigt erstens eine grosse Periode von 14 Tagen und dazu eine kleinere von etwa 13 Stunden; *L. littorea* und *obtusata* zeigen bloss die kleinere, und zwar in desto regelrechterer Abnahme, aus je tiefern Stufen sie entnommen werden. Die Erklärung findet Bohn in einer tonischen Muskelspannung, die durch das Auge vermittelt wird, also bald rechts, bald links, und die wiederum stärker ist bei der „Hydratation" und schwächer bei der „Anhydrobiose", so dass demnach die Pendelausschläge auch hier mit dem Wasser zusammenhängen. Bei einer Schnecke, die man dem Austrocknen unterwirft, erfährt die Linie der Lichtwirkung eine Ablenkung. Sie wird wieder normal, wenn man wieder normale Bedingungen herstellt, zunächst unter einigen Übergangsschwankungen. Dasselbe geschieht, wenn man die Schnecken ins Dunkle und dann wieder ins Helle bringt. Im trocknen Hochsommer 1904 steigerten sich die Bewegungen der Littorinen im Freien zu stärkeren Schwankungen, Manègebewegungen u. dergl. Jetzt lässt sich das alles durch den Tonus, der das Licht durch die Augen vermittelt, erklären, unter Berücksichtigung des verschie-

Digitized by Google

denen Wassergehalts, wie Giard sagt, Hydratation und Deshydratation.

Diese feine Reaktion auf bestimmte Sättigung der Luft mit Wasserdampf ist in um so merkwürdigerer Abhängigkeit von der Meeresküste, als *Littorina rudis* nach Herdman*) im Süsswasser erst nach 13, im Seewasser aber schon nach einigen wenigen Tagen eingeht, was auf jeden Fall beweist, dass die Beschränkung auf die Küste nur als sekundäres Moment gelten darf.

Sieht man hier, wie die Littorinen in ihrem ganzen Wesen an den Seestrand angepasst sind, so dass sie, ohne jede Rücksicht auf die Kieme als Wasserrespirationsorgan nur die Orte konstanter höchster Luftfeuchtigkeit aufsuchen, beachtet man ferner die vielerlei Andeutungen, dass auch andere Formen sich, wenn auch nach den vorliegenden Beobachtungen erst mehr andeutungsweise ähnlich verhalten, wie denn z. B. die Mitriden Littoralformen sind, unter denen sich *Turricula* vom Wasserspiegel entfernt, so kann man sich dem Eindruck kaum verschliessen, dass der Gesichtspunkt mit der Zeit noch viel weitere Geltung erlangen wird. Wahrscheinlich wird sich herausstellen, dass der grössere Teil der littoralen Prosobranchien, zumal in den Tropen, ebensogut Wasser, wie Luft in seine Atemhöhle nehmen kann, womit dann die Beziehungen zum Lande weit inniger werden würden, als man sich bis jetzt träumen lässt.

Pigmente und Purpur. Hypobranchialdrüsen und Exkrete im allgemeinen.

Wenn man unter Purpur meistens den Schnecken entnommenen praktisch verwendeten Farbstoff versteht, so ist darauf hinzuweisen, dass der Begriff vom biologischen Gesichtspunkt aus viel weiter zu nehmen ist, worauf ich unten zurückkomme. Für den engeren Begriff halte ich mich zunächst an das Werk von Alexander Dedekind**) und ein Referat darüber in der naturwissenschaftliche Rundschau.

Der Purpur, jener im Altertum so hoch geschätzte Textilfarbstoff, stammt von Arten der Genera *Purpura* und *Murex*; besonders kommen *P. haemastoma*, der Corn de fel der balearischen Fischer, und die gemeinen Mediterranformen *M. trunculus* und *M. brandaris* in Betracht. Ihre Schalen sind in grossen Haufen bei der Ausgrabung antiker Trümmerstätten, so in Athen, Pompeji, Aquileja und an vielen anderen Orten aufgefunden worden; in Rom, wo die Industrie in späterer Zeit am

*) W. A. Herdman, Experiments on molluscs. 3 Ann. rep. Baffin island biol. stat. S. 17—22.

**) A. Dedekind, Ein Beitrag zur Purpurkunde. Im Anhange: Neue Ausgaben seltener Schriften über Purpur. Berlin 1898.

Digitized by Google

mächtigsten blühte, wurde aus ihnen der Monte testaceo aufgehäuft. Weiter sind noch zu nennen *Murex erinaceus* von der Westküste Frankreichs und *Purpura lapillus* aus der Nordsee und von der französischen Nordküste.

Alle diese Schnecken enthalten den Farbstoff in der Hypobranchialdrüse. Wie sie blassgelb aussieht, so ist auch das Sekret je nach den Arten weisslich, gelblich oder grauweiss. Es besteht nach A. Letellier (s. u.) aus drei kristallisierbaren Stoffen, einem rhombischen gelben, nicht lichtempfindlichen Körper von saurer Reaktion, einer derben, apfelgrünen Substanz, welche sich im Lichte tiefblau bis schwarz färbt, und einem nadelförmigen, graugrünen, am Lichte karminrot werdenden Stoffe. Alle drei sind durch ihre verschiedene Löslichkeit in Wasser, Chloroform und Petroleumäther zu trennen. Wird das Sekret in Anilin gelöst, so scheidet sich nach Schunk ein Pigment ab, das er Punicin nennt, in unregelmässigen, kristallinen Nadeln, die zu sternförmigen Gruppen geordnet sind. Salpetersäure zerstört den gebildeten Purpur, Nordhäuser Schwefelsäure führt ihn vor dem Verkohlen in grüne und himmelblaue Töne über. In Chloroform gelöst, liefert der Purpur ein Absorptionsspektrum, welches aus einem schmutzig-orangefarbenen und einem breiten grünen Streifen besteht. Die in Aussicht gestellte genaue Analyse hat Letellier leider nicht gebracht, was bei der Schwierigkeit, das Sekret erst aus sehr grossen Mengen von Schnecken rein zu erhalten, nicht überrascht.

Das purpurliefernde Sekret wird durch Oxydationsmittel, wie Chlorwasser, Wasserstoffsuperoxyd, chromsaures Kali, anscheinend nicht verändert; wohl aber liefert Natriumamalgam sofort den Farbstoff, so dass wir hier den seltenen Fall einer Farbstoffbildung durch Reduktion vor uns haben.

Das interessanteste ist, dass das farblose Sekret unter dem Einflusse des Sonnenlichtes einem raschen Farbenwechsel unterliegt, welcher je nach der Stärke der Belichtung sich mit einer grösseren oder geringeren Geschwindigkeit vollzieht. Die Farbe geht zunächst in Citronengelb über, durchläuft dann die verschiedenen Abstufungen von Grün und Blau, wird hierauf rötlich, um schliesslich in Violett oder Tiefrot überzugehen; dabei tritt ein starker, höchst unangenehmer Geruch von Knoblauch oder Asa foetida auf, und das Stadtviertel von Tyrus, in dem die Färber wohnten, war schon im Altertum deshalb übel „berüchtigt“. Die Substanz ist anfangs in Wasser löslich, wird aber darin unlöslich, sobald sie violett geworden ist. Durch Waschen mit heissem Wasser und Seife wird sie in ein glänzendes, dauerhaftes Hellrot verwandelt. Die Umwandlung beruht nach Eder ausschliesslich auf der Wirkung des Lichtes; denn sie geht sowohl in der Luft, wie in einer Stickstoff- oder Wasserstoffatmosphäre oder im Vakuum vor sich. Im Dunkeln aufbewahrt, hält sich das Sekret jahrelang unverändert; bei Lichtzutritt tritt sogleich der

Digitized by Google

Farbenumschlag ein. Ultraviolette Strahlen sind nach Letellier wirksamer als ultrarote.

Man führt die Versuche am besten derart aus, dass man die purpurliefernde Absonderung mit einem steifen Pinsel aus der Drüse herausnimmt, auf den Stoff — Seide, Leinen, Wolle — aufträgt und das Ganze dann der Sonne aussetzt. Im Altertume wurde das Sekret mit Seewasser ausgezogen und die Lösung auf die genügende Konzentration eingekocht, was nach Plinius mitunter bis zu zehn Tagen in Anspruch nahm. Gefärbt wurden nicht die Garne oder die Gewebe, sondern die rohe Wolle. Seide wurde in der Regel ebenfalls vor dem Weben gefärbt. Übrigens erwähnt Plinius, dass man zu seiner Zeit auch lebendige Schafe rot oder violett färbte. Die verschiedenen Töne erforderten verschiedene Prozeduren.

Die bei der Belichtung des Sekretes entstehenden Farbenabstufungen sind je nach der Art der Schnecke und der Dicke der aufgestrichenen Schicht sehr verschieden. Lacaze-Duthiers, der Proben davon publiziert hat (1121), erhielt Schattierungen vom tiefen Himmelblau bis zu Karmin und dieses wieder in verschiedenen Abstufungen fast bis zu Schwarz. Die Übersetzung der Wörter *purpureus*, *πορφύρεος*, durch violett, rot, dunkelrot, bläulich erschöpft also bei weitem nicht die bei Purpurfärbungen auftretende Farbenskala. Doch lassen sich dieselben auf zwei Grundfarben, Karmin und Violett, oder Rot und Blau zurückführen. Beide wurden als roter oder tyrischer Purpur (oxyblatta), oder als Hyazinth- oder Amethyst- oder Janthinpurpur auch von den Alten unterschieden. Nach Plinius glich die Farbe des besten tyrischen Purpurs derjenigen des geronnenen Blutes; sie war schwärzlich bei direkt auffallendem, schimmernd bei schräg auffallendem Lichte. Wir finden beide Arten bereits auf den assyrischen Keilinschriften und in der hebräischen Literatur genannt. Der lange Streit, ob die Farbe des Purpurs rot oder blau gewesen sei, dürfte damit entschieden sein.

Durch Einhalten des Farbenwechsels konnte Lacaze-Duthiers auch einen blaugrünen Farbenton erzielen. Dieser grüne Purpur wird ebenfalls mehrfach bei alten Schriftstellern, so im Talmud, erwähnt; Plinius vergleicht ihn mit der düsteren, grünen Farbe des Meeres im Sturme.

Auch für Changeantstoffe scheint Purpur verwendet worden zu sein.

Die ungemeine Lichtempfindlichkeit des Sekretes macht dasselbe sehr geeignet zu photographischen Versuchen. Lacaze-Duthiers vermochte damit bei schönem Sonnenschein auf weisser Seide in zwei bis drei Minuten tatsächlich Purpurphotographien herzustellen.

Dieser Farbenwechsel unter dem Einfluss des Lichtes war also bereits den Alten bekannt, dann aber in Vergessenheit geraten. Im Jahre 1684 wurde er durch William Cole bei *Purpura lapillus* von der Küste Somersetshires wiederentdeckt und später mehrfach be-

Digitized by Google

schrieben, so von Réaumur und Duhamel du Monceau. Den hervorragendsten Anteil an der Klärung der ganzen Frage hat aber Lacaze-Duthiers.

Im Volke hatte sich die Kenntnis des Vorganges erhalten. So berichtet der Däne Stroem im Jahre 1769, dass einzelne Bauern an der Küste Norwegens ihr Leinenzeug mit der Flüssigkeit aus der Drüse von *Purpura lapillus* zeichnen und dass diese Substanz anfangs grün, dann schwärzlich und schliesslich purpurrot geworden sei. Ebenso wurde Lacaze-Duthiers zuerst im Hafen von Mahon durch die Fischer auf die Eigenschaft des Saftes der Purpurschnecken aufmerksam gemacht. An der Westküste Zentralamerikas gebrauchen die Eingebornen *Purpura patula* oder eine verwandte Art zum Färben von Baumwollenfäden und Bändern.

Von mehr philologischem Interesse ist die Ableitung der griechischen Wörter *πορφύρα*, *πορφύρεος*, *πορφύρειν* und der lateinischen *purpura*, *purpureus*, *purpurare*. Dedekind führt sie auf die indogermanische Wurzel bhur, bez. deren Intensivum bharbhur zurück, was zappeln, zucken, sich lebhaft hin- und herbewegen, unser ‚purren' bedeutet. Davon würde sich die Grundform bharbhura ableiten, welche im Altgriechischen zu *φορφύρα*, später zu *πορφύρα* wurde. Der rasche Farbenwechsel des Purpursekretes bei der Belichtung würde demnach in dem Worte ‚Purpur' selbst einen höchst anschaulichen Ausdruck gefunden haben. Dementsprechend erscheint also die Bedeutung ‚purpurn' erst abgeleitet, während daneben das Wort als wohl in dem ursprünglichen Sinne einer lebhaften, ungestümen Bewegung gebraucht werden konnte, daher bei Homer die purpurne, wogende Salzflut, der purpurne, rasch sich wölbende Regenbogen, die purpurne Wolke, in der Athene zur Erde eilt, der purpurne, rasch den Menschen anfallende Tod, die purpurnen, unstäten Seelen der Abgeschiedenen u. dergl. m., was hier nicht weiter verfolgt werden kann. —

Wir mir scheint, ist das farbenwechselnde Sekret aber keineswegs auf die Hypobranchialdrüse der beiden Gattungen *Purpura* und *Murex* beschränkt, sondern viel weiter verbreitet; ja die Drüse ist möglicherweise nur der Ort, wo die im Stoffwechsel gebildete Abscheidung nach aussen entleert wird. Ich habe darauf hingewiesen, dass eupelagische Schneckenlarven, die jedenfalls lange an der Oberfläche der tropischen Meere treiben und damit der denkbar stärksten Belichtung, die es auf unserer Erde gibt, ohne Schatten ausgesetzt sind, vielfach einen violetten Ton annehmen, bisweilen in scharfem Absatz, zu komplementärem Gelb, dass eine violette Schalenspitze grosser tropischer Litoralformen, z. B. von *Triton*, auf solche pelagische Wanderungen ihrer Larven hindeutet, dass endlich der gelbe oder rote Ton des Hypostracums gegen das Peristom hin, wie bei *Purpura haemastoma*, auf die gleiche Ursache zurückgeht. Gelegentlich sind auch die Eikapseln von *Purpura*, wenn sie zufällig bei

Digitized by Google

der Ablage mit dem Sekret in Berührung kamen, violett gefärbt. Wahrscheinlich stammt alles Violett in den Schalen aus derselben Wurzel, wie das Mesenterium von Melanien grüne und gelbe Pigmente eingelagert enthält. Den stärksten Ausdruck dürfte aber naturgemäss das Purpursekret in der Ökonomie von *Janthina* finden, die ja ununterbrochen im warmen Wasser der Belichtung ausgesetzt ist. Hier ist die Schale violett, das Tier tief dunkelblau, die Kieme und Hypobranchialdrüse erscheinen zum Teil in einem Spangrün, das in Blau und Indigo übergeht und beinahe zu Schwarz sich steigert. Hier soll schliesslich auch eine praktische Verwendung eintreten, zum Schutz, indem das Tier, gereizt, nach Art der Tintenfische das Sekret als dunkle Wolke abscheidet, in der sich's dem Verfolger verbirgt. Ob dabei der oben erwähnte üble Geruch, als Abschreckungsmittel, sich entwickelt, bleibt zu untersuchen. Wenn die Kette, die ich hier herzustellen suche, richtig ist, dann würde *Janthina* auch insofern die höchste Steigerung zeigen, als das Sekret der Hypobranchialdrüse nicht erst am Lichte sich färbt, sondern gleich farbig entleert würde. Von manchen Olividen, *Scalaria* und *Mitra*, wird die entsprechende violette Absonderung gemeldet, wozu bei *Mitra* wirklich der böse Geruch und schliesslich Braunfärbung kommen soll. Doch stehen Haut und Schale der Tiere im Pigment gegen *Janthina* zurück. Einige Cerithien entleeren auf Reiz eine glänzend grüne Flüssigkeit. Für *Purpura lapillus* vermutet Letellier, dass der Geruch eine sekundäre Bedeutung gewonnen hat, als Anlockungsmittel für die Geschlechter. Denn während der Laichzeit (vom September an den Winter hindurch) ist die Absonderung des Purpursekretes besonders stark, und die Schnecken sind in ungezählten Mengen in der obersten Brandungszone beim Laichgeschäft versammelt, während sie den Sommer über unterhalb der Laminarienzone sich zerstreuen und nur durch Zufall vereinzelt erbeutet werden.

Vielleicht liefert die Tatsache, dass das Purpursekret nicht durch oxydierende, sondern durch reduzierende Substanzen verfärbt wird, den Schlüssel für die Bedeutung der Pigmente überhaupt: sie scheinen Stoffe zu sein, welche durch innere Atmung entstehen, d. h. dadurch, dass irgendwelchen labilen Verbindungen von benachbarten sauerstoffbedürftigen Gewebselementen Sauerstoff entzogen wird. Nachdem sie ihn abgegeben haben, sind sie für den Organismus unbrauchbar geworden und werden in der Haut abgelagert, oder durch sie abgestossen. Dass die Absonderung in der Hypobranchialdrüse ihre höchste Steigerung erfährt, hängt mit der Nachbarschaft des Atemwerkzeugs zusammen, in welchem die innere Oxydation ihr Maximum erreicht, vermutlich, indem die Erregung der Oxydation so weit geht, dass sie nicht nur den Sauerstoff des äusseren Mediums, sondern auch den der inneren labilen Verbindungen benutzt. Die Beziehungen zum Licht, die oben geschildert wurden, deuten darauf hin, dass die innere Oxydation namentlich durch

Digitized by Google

die rechte Seite des Spektrums, als durch die chemisch wirksamsten Strahlen, ursprünglich angeregt wird. Es liegt nahe, den Gesichtspunkt auf die Lebewelt im allgemeinen auszudehnen, was hier zu weit führen würde. Immerhin mag darauf hingewiesen werden, dass bei *Purpura lapillus* und *Murex erinaceus* nicht nur das Epithel der Hypobranchialdrüse selbst, soweit sie nicht, in ihrem Hinterende, reine Schleimdrüse ist, den Farbstoff enthält, sondern auch das Epithel des Enddarms; ja man kann dem Autor noch weiter folgen. Wie die frische Hypobranchialdrüse in der Mantelhöhle, also vom Lichte abgeschlossen, in der Intensität ihrer Färbung zwischen Blass und Gelbrot schwankt, so zeigen Tiere in schlechten Verhältnissen, namentlich in wenig durchlüfteten Aquarien (!) durch und durch in allen Geweben den stärkeren, rotgelben Ton. Das deutet aber ebenso auf das gleiche innere Oxydationsbedürfnis, wie ich wiederholt genau die gleiche Färbung bei Limaciden aus trocknen Gegenden, von den Kanarien und aus den asiatischen Hochsteppen, an allen Geweben des Körpers melden konnte, ja bei *Parmacella* konnte dafür selbst ein schmutziges Schieferblau eintreten, so dass die Parallele mit dem Purpursekret noch näher liegt. Freilich wissen wir noch nichts über das wechselseitige chemische Verhältnis der drei kristallisierbaren Substanzen, die bei den Purpurschnecken in ihrem gemeinsamen Vorkommen auf das Epithel der Vorderhälfte der Hypobranchialdrüse beschränkt sind, so dass nur hier die eigentliche Purpurreaktion am Licht eintritt.

P. Dubois hat freilich eine andere Interpretation der Bildung gegeben. Er weist nach, dass die ‚Substance photogénique' entsteht durch die Einwirkung einer Zymase, die er Purpurase nennt, auf einen in Alkohol löslichen Körper, das Purpurin. Die Purpurase von *Murex brandaris* färbt auch das Purpurin von *M. trunculus*, nur nicht rot und am Licht, sondern erst grün, dann violett und ohne Licht. Dubois zieht die Parallele zum Leuchtorgan von *Pholas dactylus*, wo es sich um zwei entsprechende Stoffe, Luciferin und Luciferase, handeln soll; der ganze Unterschied soll darin liegen, dass die Muschel Licht erzeugt, während die Schnecken umgekehrt Licht absorbieren, um Farben hervorzubringen. Letellier hat gegen Dubois zunächst polemisiert und zuletzt darauf hingewiesen, dass dieser seine Ergebnisse nicht erschüttert, sondern nur die Erzeugung der Stoffe innerhalb der Drüse erklärt habe. Wenn man aber die Sache von einem allgemeineren Gesichtspunkte fasst, dann kann man wohl darauf hinweisen, dass L. Cuénot sehr verschiedene Phasen der Exkretion in den Nieren und verschiedene Lokalisation der Exkrete nachgewiesen hat. Bei *Fissurella* und *Patella* ist die linke Niere zwar rudimentär, hat aber noch Flimmerung, die doch auf irgendeine Abscheidung deutet (Griffith fand bei *Patella* in beiden Nieren Harnsäure). *Trochus* und *Haliotis* zeigen in der rechten Niere Schleim- und Wimperzellen; die linke mit ihren Papillen zeigt ganz verschiedene

Digitized by Google

Wimperzellen. Und wenn bei den höheren Formen nur die linke Niere bestehen soll, so ist doch der Stoffwechsel darin recht verschieden. Das kompakte Organ von *Paludina* und *Cyclostoma* zeigt teils wimperlose Zellen mit grossen Vakuolen, in denen feste Substanzen schweben, teils Wimperzellen mit verschiedenen Einschlüssen. Bei *Buccinum*, *Nassa*, *Purpura*, *Murex* wird die Niere noch komplizierter, da in ihren verzweigten Kanälen sich noch eine dritte Zellenart findet. Ob freilich die beliebten Versuche der Karmin- und Indigoausscheidung genügen, um die natürlichen Verhältnisse aufzuklären, bleibt wohl fraglich. Neuerdings hat Spillmann*) noch eine andere Ansicht vorgetragen. Die linke Niere der Rhipodoglossen, der Papillarsack, scheint eine besondere Aufgabe zu haben. Wenn der Pericardialdrüse, wie Grobben will, der Hauptsache nach die Wasserabscheidung zufällt, so finden sich doch hier ausserdem kleine Kristalloidkörnchen, vermutlich albuminoider Natur und Reste zerfallender Blutzellen. Diese werden von der Drüse mit ausgeschieden und durch den Trichtergang in die linke Niere entleert. Hier werden sie zwischen den für den Zweck sehr geeigneten Papillen aufgefangen und anscheinend wieder in den Kreislauf aufgenommen, da sie noch für den Stoffwechsel brauchbare Reste enthalten. Jedenfalls aber kommt ausser in der Niere noch manche andere Ausscheidung vor, bisweilen in der Leber, am verbreitetsten im Bindegewebe. Hier sollen die Leydig'schen Zellen in doppelter Hinsicht figurieren, entweder als Reservezellen, oder als ‚cellules excrétoires du tissu conjonctif'. Die grossen Heteropoden, die im Integument eine Speicherniere besitzen (s. o.), sollen nach Rywosch die Niere nur zur Wassereinfuhr in den Körper benutzen, ein Verhalten, das wenigstens eine starke Verschiebung der üblichen Deutungen verlangen würde. Schliesslich kann man, um die noch keineswegs aufgeklärte Kette aller dieser verwickelten Abscheidungen wieder bis zu den Pigmenten zurückzuverfolgen, darauf hinweisen, dass nach Fr. N. Schulz die Schalenfarben von *Turbo* und *Haliotis* in ihren Reaktionen an Gallenfarbstoffe, bez. an Bilirubin erinnern, und von *Fasciolaria* gibt u. a. Fischer an, dass sie nach Moschus riecht. Ob's mit der Hypobranchialdrüse zusammenhängt, ob's biologische Bedeutung hat, bleibt unbekannt. Der Geruch, der sich bei der Purpurabscheidung entwickelt, beruht nach Letellier auf Schwefelallyl, wozu wahrscheinlich noch Sulfocyansäure und Carbamide kommen.**)

*) J. Spillmann, Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Distocardier. Jena. 1905. 52. S. 3 T.

**) Letellier, Recherches sur la pourpre produite par le *Purpura lapillus*. Comptes r. CXI. S. 307—309.

P. Dubois, Sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre. Compt. r. Ac. Paris CXXXIV. 1902. S. 245—247.

— Sur la physiologie comparée de l'organe purpurigène du *Murex trunculus* et du *Murex brandaris*. Compt. r. Soc. biol. Paris LIV. 1902. S. 657—658.

Digitized by Google

Sodann ist für die Beurteilung der Hypobranchialdrüse noch ein anderer Gesichtspunkt hervorgetreten durch die Untersuchung Spillmanns.

Die Entwickelung der Hypobranchialdrüse steht möglicherweise mit der Tiefe in Zusammenhang, in welcher die Schnecken leben. Sie nimmt in regelrechter Steigerung zu in der Reihe *Trochus-Turbo-Astralium*. *Trochus* aber kriecht wochenlang am Strande ausserhalb des Wassers umher, soweit nur noch Tropfen spritzen, *Turbo* verlässt das Wasser nicht und *Astralium* lebt am tiefsten. Eine weitere physiologische Begründung steht allerdings noch aus.

Bei den Beziehungen, die ich oben zwischen den Farbstoffen und der Atmung herzustellen versuchte, scheint es nicht ausgeschlossen, dass die Hypobranchialdrüse aus einem früheren Lungenareal sich entwickelt hat, nachdem die Kieme die eigentliche Respiration übernahm und das eigentliche Lungengebiet, da es höchstens unvollkommen tätig sein kann, die sonst bei der Atmung verbrannten Stoffe als Schleim und Pigment entleert.

Schliesslich mag noch auf die larvalen Nieren hingewiesen werden, über die Glaser*) kürzlich Untersuchungen angestellt hat. Er kommt zu einem ähnlichen Resultate, wie ich's oben vertrat, dass die Exkretionsorgane der Larven sehr verschiedenen Ursprunges sein können und weit mehr physiologisch als morphologisch beurteilt werden müssen. Die äusseren Exkretzellen (Conklin) oder Subvelarzellen (Osborne) oder Urnieren der Literatur haben zunächst nichts mit dem Velum zu tun, können, aber mit ihm in Verbindung treten. Dazu kommen sekundäre Aussennieren an ungewöhnlichen Stellen, an der Unterseite des Velums, gerade hinter den grossen Nieren, oder einzelne Zellen des postoralen Velums oder bisweilen gewisse Zellen der Kopfblase. Die Urnieren sind bald meso-, bald ektodermal.

Wie weit die inneren ökonomischen Beziehungen in den Abscheidungen ausgreifen, dafür kann endlich noch angeführt werden, dass sich die Kalksekretion nicht nur, wie es die Regel verlangt, auf den Mantel beschränkt, sondern dass fast jede Stelle zu solcher Bildung

---

Letellier, Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez le *Purpura lapillus*. Arch. zool. expér. et gén. (3) X. 1902. S. 33—36.

L. Cuénot, L'excrétion chez les Mollusques. Arch. Biol. XVI. 1899. S. 49 bis 96. 2 T.

D. Rywosch, Zur Physiologie des Körpers und der Exkretionsorgane der Heteropoden. Arch. f. gesamte Phys. CIX. S. 355—374.

Fr. N. Schulz, Über das Vorkommen von Gallenfarbstoffen in Gehäusen von Mollusken. Zeitschr. f. allg. Physiol. III. S. 91—130.

*) O. C. Glaser, Über den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* (var. *distans*) und deren larvale Exkretionsorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXX. 1905. S. 80 bis 121. 4 T.

Digitized by Google

befähigt erscheint, bei *Crepidula* die Sohle, bei *Entosiphon* der Scheinmantel.

Auf die Abhängigkeit der Pigmentablagerung von äusseren Bedingungen ist früher hingewiesen worden, die dunklen, unscheinbaren Färbungen vieler sonst bunt gezeichneter Gattungen an der chilenisch-peruanischen Küste, soweit es die Schale anlangt, oder der Rotalbinismus s. Flavismus der *Vivipara vera* an dem deutschen Seestrande, d. h. an der Nordgrenze ihrer Verbreitung unter den Schwingungskreis.

Ernährung.

Über die Art und Weise, wie die Nahrung in Mund und Schlund eingeführt wird, ist früher die Rede gewesen (S. 482 und 490). Die Hauptsache ist dabei nach Amaudrut die Bewegung des Bulbus oder der Buccalmasse in regelrechten Kolbenstössen von hinten nach vorn und von unten nach oben, wobei sich die Radula über dem Vorderende des hervorgestossenen Knorpelgestelles ausbreitet. Bei der entgegengesetzten Bewegung falten sich ihre seitlichen Ränder wieder zusammen, so dass die Marginalzähne den Bissen, der von den mittleren Teilen der Raspel erfasst war, zusammengreifen und nach hinten befördern. Neuerdings hat Herrick sich von neuem an einer so grossen Form wie *Sycotypus canaliculatus* mit dieser Mechanik beschäftigt und vor allem die Frage ins Auge gefasst, die seinerzeit Huxley bei der Betrachtung durchsichtiger Heteropoden aufgeworfen hatte, die Frage nämlich nach der Ausgiebigkeit der Verschiebung der Radulamembran, d. h. der festen, oft fälschlich als elastisch bezeichneten Membran, welche sich über das Knorpelgerüst wegschlägt und die eigentliche Radula trägt, auf ihrer knorpeligen Unterlage. Huxley fasste die Bewegung der Raspel auf als die einer Bandsäge, die über einen Bock oder Rahmen hin- und hergezogen wird. Herrick findet, dass bei *Sycotypus* der Mechanismus der gleiche ist, und dass diese Verschiebung über das Vorderende des Knorpels mehr als 2 cm beträgt. Damit würde allerdings wohl ein Maximum gegeben sein, welches nur für die Stenoglossen mit ihrem langen Rüssel Geltung haben dürfte. Herricks Darstellung*) läuft kurz auf folgendes hinaus:

An der Wurzel des Rüssels ist das Integument etwas verdickt, namentlich gewährleistet ein kräftiger Ringmuskel den völligen Halt sowohl für das Spiel des Rüssels als auch für das der in ihm liegenden langgestreckten Buccalmasse. Die Muskeln des Integuments, also des Rüssels, sind blass, die der gesamten Mundmasse dagegen rot, was allein schon die Energie andeutet. Dazu scheint die Buccalmasse

*) J. C. Herrick, Mechanism of the odontophoral apparatus in *Sycotypus canaliculatus*. Amer. Naturalist 1906. S. 706—737

Digitized by Google

und ihr Knorpelgerüst länger als bei einer der bisher beschriebenen Formen (s. o., S. 129 und 445). Der Knorpel beschreibt ein langgestrecktes Hufeisen, dessen Schenkel, frei präpariert, sich weit voneinander abspreizen, im Leben aber durch eine obere und eine untere Schicht kurzer Quermuskeln zusammengehalten werden. In dem engen Innenraum liegt die lange Radulatasche. An den Knorpeln ist sie jederseits befestigt durch ein System sich kreuzender, schwacher Schrägmuskelbündel, die also von der Radulascheide schräg nach vorn und schräg nach hinten ziehen. Sie dürften das Mass des Vor- und Rückwärtsgleitens der Radula bestimmen. Geführt wird sie durch ein System kräftiger Retraktoren und schwacher Protraktoren. Die starken Retraktoren fassen an der geschlossenen Scheide an und gehen mit ihren Wurzeln teils auf das Knorpelende, namentlich aber auf den stützenden Ringmuskel am Rüsselgrunde zurück; die schlanken, in Bindegewebsscheiden vollkommen frei spielenden Protraktoren, jederseits drei Paar, alle an der Unterseite des Knorpelrahmens nebeneinandergelagert, greifen vorn an dem über den Knorpel geschlagenen Ende der Radulamembran an, das sie oben unter dem Gerüst nach hinten ziehen sollen. Die verschiedene Stärke der beiden Muskelgruppen entspricht der verschiedenen Funktion. Die Protraktoren haben nur die Membran nach vorn zu ziehen, wobei sie sich ausbreitet, die Retraktoren haben aber mit ihr zugleich den gefassten Bissen nach hinten zu befördern. Auffällig ist die verschiedene Innervierung der beiden Muskelgruppen, die Retraktoren werden von der Buccal-, die Protraktoren mit der Rüsselwand von den Cerebralganglien aus versorgt. Darf man eine psychische Parallele zu uns ziehen? Das Öffnen des Mundes und Herausstrecken der Zunge sind willkürliche, das Hinterschlucken eine unwillkürliche Bewegung, und dementsprechend die Nervencentren. Noch mögen die übrigen Muskeln erwähnt werden, namentlich ein System von Pro- und Retraktoren der Knorpelhälften. Erstere ziehen in vielen Bündeln zur Rüsselwand herüber und sind stärker, letztere vom Knorpelende einfach nach hinten. Hier entspricht die Umkehrung in der Stärke wieder der Umkehr in der Aufgabe, denn während des Fressens muss das Knorpelgestell möglichst gegen die Rüsselspitze nach vorn gezogen werden.

Im ganzen sind unsere Kenntnisse von dem Gebrauch der Mundwerkzeuge und von der Nahrung beschränkt genug. (Vergl. o., S. 540ff.) Wir finden in verschiedenen Gruppen teils familien-, teils gattungsweise Formen, welche die Radula verloren haben, nicht nur bei denen, die man als *Aglossa* zu bezeichnen pflegt, wie die Eulimiden und die vermutlich zu ihnen gehörigen echten Schmarotzer, sondern vereinzelt unter den Volutiden bei *Aurinia*, unter den Terebriden bei *Acus muscaria* u. a. (s. o.), namentlich in der Tiefsee dürfte die Erscheinung häufiger werden. Wie diese Tiere, soweit sie nicht Parasiten sind, sich nähren — wohl durch Einschlürfen feiner Partikel eines Mikrotrophon —, bleibt noch zu unter-

Digitized by Google

suchen. Eine derartige Manier muss wohl angenommen werden bei *Rhizochilus*, nachdem er, an Antipathiden angeklammert, sein Peristom bis auf einen feinen Siphonalspalt geschlossen hat, oder bei jener eingemauerten Calyptraeide, die, als Jugendform in einer Spalte im weichen Gestein festgesetzt, nachher die Spalte zu einer Höhlung mit engem Ausgang erweitert hatte, durch den nur eine notdürftige Kommunikation mit der Umgebung blieb. Solche Fälle lehren wohl, dass unter Umständen eine feine planktonische Nahrung genügen kann, wie bei den Muscheln. Man hat hier wohl *Vermetus* anzureihen, der einen Schleimschleier vor dem Munde ausbreitet, den er dann mit den daransitzenden Mikroorganismen verzehrt. Kestevens will neuerdings die Fussdrüse dieser Schnecke für ein Geruchsorgan ausgeben; daran ist wohl nicht zu denken, schon wegen der Unmöglichkeit des sessilen Tieres, von einer Geruchswahrnehmung anderen Nutzen zu ziehen, als die Mantelhöhle gegen verdorbenes Atemwasser schützend zu schliessen. Die grosse Fussdrüsse kann für die Lokomotion keine Bedeutung haben. Mir scheint die Interpretation, dass sie in den Dienst des Nahrungserwerbs getreten ist, selbstverständlich, zumal man als Parallele anführen kann, dass *Limax maximus* gelegentlich nach der Copula das starke Schleimband, an dem das Paar herunterhängt, auffrisst.

Für die Landdeckelschnecken scheint, so wenig darüber bekannt ist, der Satz zu gelten, dass sie von modernden Pflanzenteilen leben. Ich habe wiederholt, zuletzt 1902*), die Meinung vertreten, dass eine derartige Lebensweise auf ursprünglichen Pilzgenuss, auf Mykophagie, hinauslaufe. *Cyclostoma* hält sich im Freien immer im toten Laube, wenn es auch in Gefangenschaft saftige, nahrungsreiche Pflanzenteile, wie Gurken und Mohrrüben, nicht verschmäht. Die Mykophagie steht der Karnivorie am nächsten, und so wurde die kleine *Acme* gelegentlich an Pilzmyzel, ein andermal beim Schmause von Amalieneiern gefunden. Sicher scheint es zu sein, dass bis jetzt noch keine echt herbivore Landdeckelschnecke gefunden wurde. Ähnlich lebt im Süsswasser *Faunus* von modernden Pflanzenteilen (Tryon). Ampullarien sind, nach Erfahrungen an *Marisa* im Aquarium zu urteilen, ausserordentlich gefrässig und keine Kostverächter, die namentlich alle toten Tiere annehmen. Ebenso ist *Bythinia* omnivor nach Jeffreys.

Im Meere sollen nur die altertümlichen Formen, die Rhipidoglossen und die holostomen Tänioglossen, nach übereinstimmender Angabe der Lehrbücher herbivor ein. Dabei kommen aber nur Thallophyten in Betracht, von den einzelligen Algen bis zu den Tangen, und man kann diese recht wohl den Pilzen, wenn nicht gleich-, doch an die Seite stellen. Dabei weiss ich nicht, wieviel vom wirklichen Nahrungswert auf das

*) Simroth, Über die Ernährung der Tiere und der Weichtiere im besonderen. Verhdlg. 5. internat. Zoologenkongr. Berlin.

Digitized by Google

die Felsen und Tange bedeckende tierische Mikrotrophon kommt. Den kleineren Jeffreysien, Homalogyren u. s. w. scheinen die Konferven genügende Nahrung zu liefern. Für *Patella* hat Davis erst neuerdings festgestellt, dass sie Fucus, Corallinen, Melobesien, Laminarien abweidet (The habits of the Limpets. Nature LI. 1905. S. 511—512); zu ähnlichem Ergebnis kommt Willcox bei *Acmaea*. Es ist wohl anzunehmen, dass die derbe und lange Docoglossenzunge in Anpassung an die abzuschabenden Felsen entstanden ist; als Hartteile dabei bloss die Corallinen zu nehmen, liegt wohl fern. Vor allem ist zu betonen, dass meines Wissens noch kein Fall bekannt geworden ist, dass Zosteren verzehrt würden, was man schon eher als echte Herbivorie bezeichnen könnte, wiewohl selbst die Gefässpflanzen bei der Rückwanderung in ihrer Struktur wieder mehr oder weniger auf die Stufe der Thallophyten zurücksinken. Wenn man die marinen Rhipidoglossen lediglich als Tangfresser auffasst, so stelle ich dem den Darm unserer *Neritina fluviatilis* gegenüber, der manchmal von Spongillennadeln strotzt. Sehr bezeichnend sind die Calyptraeiden. Auf die eine wies ich schon hin, dass sie nur von planktonischem Mikrotrophon sich nähren könne. Dasselbe gilt wohl von den Ketten von *Crepidula*, die Conklin antraf, die unterste am Stein, die anderen der Reihe nach an sie angeschlossen, alle in derselben Richtung, wohl dem Nahrungsstrome nach. Nach Tryon aber verzehren die Calyptraeiden Tang, kleine Tiere, gelegentlich selbst eine Nacktschnecke. Man wird also den Satz von der ursprünglichen Herbivorie der Prosobranchien kaum aufrecht erhalten können; für die Tiefseeformen ist sie ohnedies ausgeschlossen.

Die Ptenoglossen habe ich schon früher als Testacelliden bezeichnet, womit ihre Raubtiernatur, dem Gebiss entsprechend, festgelegt ist, Namentlich zeichnet sich *Janthina*, die der aktiven Bewegung entbehrt, durch grosse Gefrässigkeit aus; sie ist wohl die einzige Form, welche das Nesselgift der Quallen nicht zu scheuen braucht, da ihre Mundhöhle durch die grossen, starken Kieferplatten geschützt ist.

Einen Übergang zu den Parasiten bilden wohl die Kommensalen, etwa die *Crepidula* in einem Hause, das von Einsiedlerkrebsen bewohnt wird, oder an *Limulus*, Odostomien an *Pecten*, die Ektoparasiten an Echinodermen, darunter das paläozoische *Platyceras* an Crinoiden, das noch dazu immer an der Analröhre sass und dadurch andeutete, dass es die Fäces des Haarsternes auszunutzen wusste. Man kann wohl die Aasfresser an sie anschliessen, *Buccinum*, auch *Purpura*, die den Fischern den Köder wegfressen, *Nassa*, die geradezu als Reiniger der Meeresküste bezeichnet wurde.

Als Spezialisten haben wohl Formen zu gelten, die, wie die Lamellarien auf Tunicaten, oder *Ovula* und *Pedicularia* auf Korallen, auf Tierstöcken hausen; ebenso *Murex fortispinus* als Muschelfresser, im weiteren Sinne die Doliiden, Tritoniiden, Cassiden, die Säure im Speichel

Digitized by Google

haben, um die Echinodermen zu bewältigen. Preyer hat darauf hingewiesen, dass Schwefelsäure ein Gift ist, welches die Ambulakralfüsschen sofort lähmt, weshalb die Beutetiere um so weniger Widerstand leisten, auch sich nicht beim Hinterschlingen im Schlund anheften können (Naturw. Wochenschr. V. 1890). Übrigens scheint die Spezialisierung noch nicht streng durchgeführt, da von *Tritonium* auch angegeben wird, dass es Aasfresser sei.

Die Bohrdrüsen sind von den echten Speicheldrüsen zu trennen und als Ektodermgebilde entweder unter dem Mund (*Natica*), oder in seinen Eingang mündend, aufzufassen. Fraglich bleibt auf der einen Seite, wieweit sie sich zu Giftdrüsen entwickelt haben und zur Überwältigung von Beutetieren benutzt werden (*Conus*, *Scalaria*, *Mitra* u. s. w.), auf der anderen, ob Bohren auch ohne Drüsen möglich ist. Ebenso ist es wohl unklar, inwiefern unter den Bohrenden Spezialisten vorhanden sind. Ein Austernschädling, wie *Purpura lapillus*, soll ebenso Littorinen, Trochen, Balanen anbohren, aber auch tote Fische im Netz anfressen. *Concholepas* als *Mytilus*-Feind wurde erwähnt (s. o.). Im allgemeinen scheinen die Schnecken, wenn sie Muscheln überfallen, an rechter Stelle einzusetzen, d. h. in der Nähe des Schlosses, wo die Weichteile liegen; doch führt Fischer auch einen fossilen Echinidenstachel an, der von einer Schnecke durchbohrt war, Beweis genug, dass in diesem Falle der Angriff deplaciert war.

Leider ist wohl die Ernährungsweise der meisten, namentlich der tropischen Meeresprosobranchien, so gut wie unbekannt; die Mitteilungen, welche Anatomen, wie Bergh, machen, können sich immer nur auf die noch erkennbaren Teile des Mageninhalts beziehen, Radiolarien, Foraminiferen u. dergl., wir bleiben aber im unklaren, ob es sich dabei um die wesentlichen Nahrungsmittel, oder um zufällige Beimengungen handelt.

Die Aufspeicherung von Nahrung im Darm scheint ziemlich verbreitet zu sein. Spiralcöcum und Kristallstiel finden sich namentlich bei altertümlichen Formen wohl ziemlich häufig, so unter den Schnecken des Tanganyikasees*), bei *Turritella***), ausser den früher angegebenen.

Über die physiologische Ausnutzung der Nahrung liegen einige Angaben vor. Bei *Murex* und *Buccinum* ist nach Cuénot die Leber reine Verdauungsdrüse***) ohne sekretorische Funktion. Bei *Sycotypus* erfolgt die Verdauung durch die Speicheldrüsen und die Leber†). Eiweisskörper werden im Magen, Kohlehydrate und Fette in den Lebergängen

*) Moore und Randles, Proc. R. Soc. London. 1902. LXX. S. 231—237.

**) Randles, On the presence of a crystalline style and style sac in *Turritella communis*. Anat. Anz. 1902. XXI, S. 200—203.

***) Cuénot, L'excrétion chez les Gastéropodes pulmonés. Compt. r. Ac. Paris. CXV. S. 256—258.

†) L. B. Mendel und H. C. Bradley, Experimental studies on the phylogeny of the Mollusks. Amer. Journ. physiol. 1905. XIII. S. 17—29. XIV, S. 313—327.

Digitized by Google

verdaut. Die Asche der Leber enthält Kupfer und Zink, die aus der Nahrung stammen. Sie werden in der Leber zurückbehalten, um weiter im Blute Verwendung zu finden. Das Blut*) enthält Hämocyanin bei *Paludina*, *Capulus*, *Cyclostoma*, bei Lamellarien färbt sich's an der Luft nicht, bei *Haliotis* dagegen stark blau. Bei *Paludina* liegt eine Blutdrüse in der Rachis der Kiemenblättchen und den Wandungen des Vorhofs, ähnlich bei *Calyptraea sinensis* und Trochiden, etwas komplizierter bei *Lamellaria*, *Capulus*, *Aporrhais*, Cerithiiden. Bei *Murex* sind es unregelmässige Inseln in der Kieme; die Nephridialdrüse ist ein Reserveorgan (contra Perrier). Für *Paludina* hat Cuénot diese Angaben nachher geändert**), die Amöbocyten entstehen und vermehren sich nicht, wie er erst glaubte, in besonderen Drüsen, sondern frei im Blute. Die von Perrier entdeckte Blutdrüse an der Wand des Atriums ist ein phagocytäres Organ. Auf diesem Gebiete fehlt noch viel bis zum völligen Verständnis.

Sinne.

Am wenigsten orientiert sind wir in dem Gebiete der chemischen Sinne, Geruch und Geschmack. Hier muss es genügen, auf die anatomisch-histologischen Angaben zu verweisen. Höchstens kann man anführen, dass *Nassa* ihren Sipho lang aus dem Sande herausstreckt und damit Nahrung wittert; der Zusammenhang ist um so klarer, als es sich um Aas handelt. In dieser Hinsicht ergiebt die Lebensweise für viele Formen den gleichen Schluss. Das Osphradium kommt zunächst in Frage; bei den Cyclostomaceen dagegen der Fühlerknopf. Kestevens Annahme, bei *Vermetus* sei die Fussdrüse das Geruchswerkzeug, habe ich oben zurückgewiesen.

Das Getast sitzt sicherlich zunächst in den Fühlern; zu untersuchen bleibt noch, wieweit Epipodial- und Mantelanhänge gebraucht werden. Davis meint, dass bei *Patella* der Ortssinn durch den Kopf und die Manteltentakel vermittelt wird. Ob der Temperatursinn auf bestimmte Sinnesregionen oder Nervenendigungen beschränkt ist, liegt in weitem Felde.

Dass die Otocyste mehr ein Gleichgewichtsorgan ist, als ein Ohr, das Töne vermittelt, ergibt sich schon aus der Tatsache, dass das Organ bei festsitzenden Tieren, wie *Janthina*, verloren geht. Hier besitzen wir wenigstens eine Arbeit, die sich geschickt an die schwim-

*) L. Cuénot, Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Partie. Invertébrés. Arch. zool. expér. et gén. [2] IX. 1891.

**) ——, Remplacement des amibocytes et organe phagocytaire chez la *Paludina vivipara* L. Compt. r. Ac. Paris CXXIII. 1896. S. 1076—1079.

Digitized by Google

menden Heteropoden wendet. Ilyin*) beweist, dass die Funktion eine statische, keine akustische ist, wie es sich eigentlich bei stummen Tieren des stummen Meeres von selbst versteht. Von Interesse ist indes der Nachweis, wie die Statocysten die Bewegung regeln. Sollte ein Ton perzipiert werden, was nicht absolut ausgeschlossen ist, so kann die Wahrnehmung doch nur eine Vibrationsempfindung sein, wie bei einem taktilen Organ. Die Exstirpation eines Bläschens bewirkt bei *Carinaria* und *Pterotrachea* keine Bewegungsstörung; werden dagegen beide entfernt, so kommt die Schnecke nicht mehr in die normale Lage, die Flosse nicht mehr nach oben, vielmehr werden kreisförmige Bewegungen ausgeführt in der Vertikalebene oder um die Längsachse des Körpers. Die Augen leisten dabei nichts für die Erhaltung der Gleichgewichtslage; ihre Entfernung stört sie nicht, ihre Anwesenheit stellt sie nicht her, wenn die Statocysten exstirpiert sind. Das führt uns über zum

Auge. Schon der Umstand, dass das Auge bei jungen Janthinen bald fehlt, bald erhalten bleibt, deutet seine biologische Minderwertigkeit an. Ebenso ist es bei Tiefseeformen und Höhlenschnecken in seinem Zustande wechselnd. Nur die Heteropoden scheinen eine höhere und dabei eigenartige Ausbildung erlangt zu haben; mit besonderen Fenstern für seitlichen Lichteinfall u. s. w. (s. o.). Willem**) verdanken wir wenigstens eine einigermassen systematische Durcharbeitung für die Reptantia, die Litoralformen.

Cyclostoma elegans sieht wenig genau auf 3 mm Entfernung. Man kann ein Zündholz bis zur Berührung heranbringen, ohne dass das Tier vorher reagiert. Auch die Perzeption bewegter Gegenstände scheint wenig entwickelt, im Gegensatz zu den Wasserschnecken. Licht und Schatten wirken kaum ein, trotz der sonstigen Empfindlichkeit.

Littorina littorea hat unter Wasser so wenig als auf dem Lande die geringste Fähigkeit, Formen wahrzunehmen, worin sie mit allen Wasserschnecken übereinstimmt. Dagegen empfindet sie jede Beschattung, und im Sonnenschein macht die Annäherung eines festen Körpers sofort Eindruck, aus demselben Grunde. Die Empfindung bleibt aber die gleiche, wenn das Tier nur eben den Deckel erhoben hat, ebenso wenn die Augen amputiert sind; es ergibt sich eine dermatoptische Funktion, die ganze Haut ist lichtempfindlich.

Purpura lapillus sieht auf dem Lande noch weniger als im Wasser; die Empfindlichkeit für Licht und Schatten ist dagegen ebensohoch entwickelt.

*) P. Ilyin, Die Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheiden. Centralbl. f. Physiol. XIII. 1900. S. 691—694. Physiologiste Russe. II. S. 19—34.

**) V. Willem, Observations sur la vision et les organes visuels de quelques mollusques prosobranches et opisthobranches. Arch. de Biol. XII. 1892. S. 125 bis 149.

Digitized by Google

Buccinum undatum macht den Eindruck, als wenn die Augen vollkommen überflüssig wären. Beschattung bewirkt nur eine schwache Retraktion des Siphos.

Lamellaria perspicua ist trotz der hohen Farbenanpassung an die Synascidien, von denen sie lebt, mit gleich schlechtem Sehvermögen ausgestattet, so dass die Anpassung kaum durch das Auge vermittelt werden kann. Und doch sollte man meinen, nach den oben angeführten Experimenten an *Ovula*, dass eine Farbenwahrnehmung bei solchen Tieren ganz zweifellos statthaben muss.

Trochus umbilicatrix und *Tr. cinerarius* verhalten sich, wiewohl sie offne Augenbecher haben, genau wie *Purpura* etwa. Es kann sich nicht um die Wahrnehmung bestimmter Formen handeln. Ähnlich ist es bei

Patella vulgata. Gleichwohl kann man hier beobachten, dass sie sich fester an den Felsen drückt, wenn bei klarem Himmel ein Schatten über sie hingleitet. Willem nimmt an, dass das Licht, welches durch die transparente Schale hindurchdringt, noch wahrgenommen wird. Soll hier die ganze Mantelfläche lichtempfindlich sein?

Phosphoreszenz.

Keferstein giebt in diesem Werke an, dass die Heteropoden phosphoreszieren. „Wie die Mehrzahl der pelagischen Tiere, tragen auch die Heteropoden zum Meerleuchten bei, und bei Pterobracheaceen habe ich selbst oft das bläuliche Licht bewundert, welches bei dem geringsten Reize besonders vom *Nucleus* ausstrahlte.“ Seither wurden jedoch die Tiere kaum unter den leuchtenden genannt; von Litoralformen ist jedenfalls die Fähigkeit niemals bekannt geworden, so wenig wie von abyssischen, bei denen man sie zunächst erwarten sollte.

Verhältnis zu anderen Tieren.

Bei der Nahrung fällt es auf, dass sich, ausser zu anderen Weichtieren, bestimmte nähere Beziehungen herausgebildet haben zu den Echinodermen auf der einen, zu den Tunicaten auf der anderen Seite. Stachelhäuter werden nicht nur von bestimmten Prosobranchien betäubt und verzehrt — *Dolium*, *Triton* —, sondern sie dienen verschiedenen anderen Familien teils als Unterlage — Raumparasitismus und Kommensalismus von dem alten *Platyceras* an, also Capuliden, wie *Thyca* —, teils als echte Wirte, auf denen und in denen Capuliden und Eulimiden, dazu *Entoconcha*, *Entocolax*, *Enteroxenos*, Formen, die infolge ihrer weitgehenden Umgestaltung systematisch noch gar nicht festzulegen sind, schmarotzen. Der Formenkreis ist zu weit, und die Vielseitigkeit der Beziehungen ist zu gross, als dass man auf eine tiefere Ursache verzichten möchte; von den Schnecken sind es eine Anzahl anscheinend weit getrennter Gruppen,

Digitized by Google

von den Echinodermen kommen Crinoiden, Echiniden, Asteriden, Holothurien, *Synapta* in Frage, so dass nur die Ophiuriden fehlen dürften. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich eine gemeinsame Abstammung und ein gemeinsames Versetzen in die Littoralregion schon in alter Epoche als die Ursache der Intimität betrachte. Wenigstens schien mir's kein Zufall, dass die Myzostomiden, jene gleichfalls auf Echinodermen angewiesenen „Würmer", aus einfacher morphologischer Betrachtung des einzigen in, nicht auf, Asteriden hausenden Binnenschmarotzers unter ihnen, sich als die Vorfahren ergeben, aus denen sich die verschiedenen Echinodermenklassen selbständig und getrennt herleiten*). Die Myzostomiden aber lassen sich ohne Schwierigkeit am leichtesten von Gastrotrichen ableiten, unter der Annahme, dass das Landleben umbildend eingewirkt habe, wie denn diese Tiere jetzt noch bei uns am besten in humusreichem Wasser gedeihen und bei starker Verdünnung durch reines Regen- oder Schneewasser sterben. Die Gastrotrichen aber, zusammen mit den nahe verwandten Turbellarien, haben als Urformen der Weichtiere zu gelten, so zwar, dass die Formen mit einer Anzahl von paarigen Epipodialgebilden, wie die Polyplacophoren und die altertümlichen Rhipidoglossen, nicht auf die Turbellarien, sondern auf die mit entsprechenden, ebenso epipodialen Borstenbündeln ausgestatteten Gastrotrichen zurückgehen. Somit würden Mollusken und Echinodermen derselben Wurzel entstammen und relativ nahe verwandt sein, wobei vor den Stachelhäutern das *Myzostoma*-Stadium einzuschalten wäre. Genau so aber, wie *Myzostoma* in der Litoralzone sich, aus chemotaktischen Gründen, auf die chemisch verwandten Echinodermen zurückgezogen hat, genau so erklären sich die Beziehungen, die zwischen Weichtieren und Echinodermen in verschiedener Abstufung herrschen.

Wahrscheinlich kann man für die Lamellariiden und die Ascidien, n deren Mantel sie ihre Brutstätte haben, ein ähnliches Verhältnis annehmen, dass nämlich beide gleichzeitig und zusammen an gleicher Küste vom Land ins Meer einwanderten. Für die Tunicaten legen die Beziehungen zu den Wirbeltieren den Gedanken nahe, für die Lamellariiden der noch häufige Hermaphroditismus und die Neigung, durch Erweiterung des Mantels zum Stadium der Halbnacktschnecken überzugehen, wie es sonst für die Landpulmonaten charakteristisch ist.

Odostomien sind Kommensalen von *Pecten*, die Coralliophilen wahrscheinlich ebenso von Korallen, *Crepidula*-Arten von Pagurus. Ob man den Aufenthalt von *Siliquaria* in den Röhren von Schwammstöcken als Raumparasitismus (zum Schutz), oder als Kommensalismus (Profitieren des vom Schwamm erzeugten Wasserstromes zur Ernährung und Atmung) aufzufassen habe, steht wohl noch dahin.

*) Simroth, Über den Ursprung der Echinodermen. Verhdlgn. d. d. zool. Ges. 1904.

Digitized by Google

Eine Biocönose ganz anderer Art ist das Auftreten von Bacillen in der Concrementendrüse von *Cyclostoma*.

Feinde. Die stärkste Dezimierung erleiden wohl die Seeschnecken durch ihresgleichen, indem nichts so geeignet ist, selbst feste und dicke Schalen zu durchdringen, als der Rüssel bohrender Schnecken, *Purpura* u. a. Manche fallen den Seevögeln zur Beute, *Haliotis* dem Präriewolf, viel mehr den Fischen, *Trigla*, *Gadus* u. a. Ans Unglaubliche grenzen ja immer jene 30—40 *Buccinum*, die einem Dorschmagen entnommen wurden. Actinien enthalten in ihrem Gastralraum meist Schnecken, *Nassa*, *Rissoa*, *Trochus* u. a. Wenn Seesterne meist Muscheln angreifen, so macht sich ein *Astropecten* bei Malakka über *Potamides fluviatilis* her.

Einen eigenartigen Feind hat *Cyclostoma* in Algier. Der Leuchtkäfer *Drilus* wartet, bis die Schnecke aus dem Haus kommt, beisst dann den Muskel, der das Operculum hält, durch, so dass kein völliger Verschluss mehr möglich ist, dringt nun ins Innere ein und verpuppt sich, um in sechs Wochen seine Metamorphose zu vollenden.

Ob das Zerstören der Schalen, namentlich zunächst am Apex, durch Bohralgen, Bohrschwämme (*Vioa*), bohrende Anneliden und Krebse den Schnecken verhängnisvoll werden kann, bleibt wohl fraglich, bei der Fähigkeit des Mantels, in der Ausscheidung des Hypostracums durch das ganze Leben anzuhalten. Im Süsswasser wird die Schädigung vielleicht grösser durch die Kalkgier weichen Wassers, nachdem die Algen das Periostracum zerstört und das Ostracum freigelegt haben. Doch ist auch hier kaum an Gefahr zu denken. Auf Funafuti traf Hedley kaum ein erwachsenes *Pteroceras*, dem nicht, vermutlich durch Bohralgen, die Fingerfortsätze des Peristoms zerstört gewesen wären.

Von eigenartigem Wert sind zwei Cirripedien, die als Kommensalen in der Spindel von Rhachiglossen hausen, und zwar bohrt sich *Alcippe lampas* in der Nordsee in die Schalen von *Buccinum* und *Fusus* ein, während *Cryptophialus minutus* an der südamerikanischen Küste *Concholepas peruvianus* heimsucht. Die beiden Kruster sind Vertreter besonderer Familien, die im System nebeneinanderstehen, genau wie *Concholepas* vom Schwingungskreis bei uns in Europa herzuleiten ist. Schnecken und Krebse gingen den gleichen Weg und wandelten sich parallel um.

Als Kommensalen beschreibt neuerdings Mary Rathbun einen *Pinnotheres strombi* bei *Strombus pugilis**), und Plate teilte mir mündlich mit, dass er einen Fisch in der Mantelhöhle von *Strombus gigas* gefunden habe.

Schmarotzer. Bei den Turbellarien lässt sich wohl der Übergang verfolgen von der Biocönose zum Parasitismus. In der Gezeitenzone

*) Mary J. Rathbun, Description of a new Species of commensal crab. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia LVII. 1905. S. 371.

Digitized by Google

sucht *Monotus fuscus* während der Ebbe Schutz unter Schale und Mantel von Patellen. *Graffilla muricicola* von Jhering ist ein echter Schmarotzer in der Niere von *Murex brandaris* und *trunculus* und zeigt nach v. Graff entsprechende Reduktionen im Nervensystem und den Sinnesorganen und einen unregelmässigen Darm*).

Im übrigen folge ich der Anordnung, wie sie v. Linstow in seinem Kompendium der Helminthologie gegeben hat, unter Hinzufügung der Angaben von Braun (in diesem Werke) und Sonsino**).

Wirt.	Parasiten.
Trochus cinereus da Costa.	*Cercaria pachycerca* Diesing.
	— *cotylura* Pagenstecher.
	— *brachyura* (Sporocyten).
Nerita janitoris Müll.	*Phacelura inquilina* Diesing.
Neritina fluviatilis.	*Cercaria myzura.*
Valvata piscinalis Fèr.	*Cercaria virgula* Diesing.
	Lophocercaria fissicauda Diesing.
Littorina littorea L.	*Cercaria proxima* Lespès.
	— *linearis* Lespès.
Vivipara fasciata Müll.	*Distomum Viviparae fasciatae* v. Linstow.
	Cercaria microcotyla de Filippi.
	— *echinatoides* de Filippi.
	— *triloba* de Filippi.
	— *brunnea* Diesing.
	— *minuta* Ercolani.
	— *gibba* de Filippi.
	— *chlorotica* Diesing.
	— *vesiculosa* Diesing.
	— *echinata* v. Siebold.
	Tetracotyle typica Diesing.
	Distomum trigonocephalum Rud.
— *vera* Frauenfeld.	*Phacelura Paludinae* Hemprich u. Ehrenberg.
	Monostomum viviparae v. Linstow.
	Cercaria vesiculosa Diesing.
	— *chlorotica* Diesing.
	— *fallax* Diesing.
	— *helicis viviparae* Diesing.
	— *magna* Pagenstecher.
	— *microcotyla* de Filippi.
	— *subulo* Pagenstecher.

*) L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. *Rhabdocoelida.*

**) Pr. Sonsino, Studii sui parasiti di molluschi di acqua dolce mi dintorni di Cairo in Egitto. Festschr. f. Leuckart, 1892.

Digitized by Google

Cercaria vesiculifera Diesing.
— *echinata* v. Siebold.
— *echinatoides* de Filippi.
— *gibba* de Filippi.
— *triloba* de Filippi.
— *brunnea* Diesing.
Cercariaeum ovatum Diesing.
— *Paludinae viviparae* Diesing.
Tetracotyle typica Diesing.
Malleolus furcatus Ehrenberg.
Histrionella ephemera Nitzsch.
Distomum trigonocephalum Rud.*).

— *incisa*.
— *decisa* Say.
Cleopatra bulimoides Ol.

Aspidogaster conchicola v. Baer.
Cercaria echinata v. Siebold.
— *distomatosa* Sonsino.
— *microcotyla* de Filippi.
— *cristata* de La Valette S. George.
— *vivax* Sonsino
— *pleurolophocerca* Sonsino.
— *capsularia* Sonsino.

Bythinia tentaculata v. Lin.

Phacelura Paludinae Hempr. u. Ehrenberg.
Cercaria virgula Diesing.
— *nodulosa* v. Linstow.
— *armata* v. Siebold.
— *micrura* de Filippi.
— *tuberculata* de Filippi.
— *neglecta* de Filippi.
— *crassa* Ercolani.
— *crassicauda* Ercolani.
— *papillosa* Ercolani.
— *fulvopunctata* Ercolani.
— *punctum* Ercolani.
— *parva* Ercolani.
— *rostrata* Ercolani.
— *rostroaculeata* Ercolani.
— *cucumerina* Ercolani.
— *microcristata* Ercolani.
— *globipora* Ercolani.
— *conum* Ercolani.
Cercariaenum echinatum Diesing.
— *Paludinae impurae inerme* Diesing.

*) Fischer gibt aus *Paludina* noch an *Cercaria echinifera*, zu *Distomum militare* gehörig, das in der Ente schmarotzt.

Digitized by Google

	Carcasianum Paludinae impurae armatum de Filippi.
	— *Paludinae impurae tentaculorum* Diesing.
	Histrionellina erythrops Diesing.
	— *melanops* Diesing.
	Lophocercaria fissicauda Diesing.
	Glenocercaria lophocerca de Filippi.
	Distomum militare Ben.
	— *nodulosum* Zed.
Melania tuberculata.	*Cercaria microcotyla* de Filippi.
	— *pleurolophocerca* Sonsina.
Calyptraea sinensis Gray.	— *hymenocerca* Villot.
Trivia europaea.	— *Clausii.*
Nassa reticulata.	— *fascicularis* Villot.
	— *sagittata* Lespès.
	Echinobothrium lericolle Lespès.
Buccinum mutabile L.	*Cercaria Buccini mutabilis* de Filippi.
— *Linnaei.*	*Histrionella echinocerca* de Filippi.
Tritonium antiquum Fabr.	*Cercaria sp.* Olsson.
Columbella rustica Lam.	— *Columbellae* Pagenstecher.
Conus mediterraneus Brug.	*Cercariaeum Coni mediterranei* de Filippi.
Melo.	*Aspidogaster Macdonaldi* Mont. (im Sipho), das einzige bekannte Vorkommnis von Australien.

Dass der grösste Reichtum an Parasiten auf unsere einheimischen Paludinen und Bythinien entfällt, liegt zunächst in der Natur der Sache, weil sie am meisten untersucht werden. Ob man deshalb noch auf jede Schlussfolgerung aus den Vorkommnissen zu verzichten hat, muss leider fraglich bleiben. Die nächstliegende Konsequenz würde die sein, dass die marinen Schnecken ihre Schmarotzer vom Süsswasser, bezw. vom Lande, ins Meer mitgebracht hätten und daher am ärmsten wären.

Verwendung leerer Gehäuse.

Vollkommen harmlos ist wohl durchweg der Gebrauch, den die Einsiedlerkrebse von den Schneckenhäusern machen, insofern, als wohl noch nie der Angriff eines *Fagurus* auf eine lebende Schnecke bemerkt wurde. Von noch untergeordneterem Werte ist es, wenn Laubenvögel auch an Schneckenhäusern ästhetisches Gefallen zeigen und sie zur Ausschmückung ihrer Hütten herbeischleppen, oder wenn eine Eiderente, die nur ein oder zwei Eier behalten hat, ihnen die Schale eines *Buccinum glaciale* hinzulegt und sie mit bebrütet, wie es Nordenskiöld sah.

Digitized by Google

Mimikry nach Prosobranchien. Je seltener eine so ausgesprochene Asymmetrie wie die des Schneckenhauses im Tierreich ist, um so auffallender. Unter den Phryganiden hat die Familie der Helicopsychiden, wie es scheint, mehrere Formen, deren Köcher bestimmten Gastropodenschalen gleichen und als mimetischer Schutz erworben sein dürften. Am bekanntesten ist die Übereinstimmung zwischen *Halicopsyche* und dem Valvatengehäuse. Ich traf die Köcher in Portugal; sie sollen in der Südschweiz in den Bächen häufig sein, dazu in wärmeren Ländern. Die Linie deutet auf die Pendulation, der Nordpunkt liegt unter dem Schwingungskreis. Dazu kommt nun eine Form aus Südwestdeutschland, die Lauterborn entdeckte und für eine Nachahmung von *Ancylus*

Fig. 217.

Ampullaria gigas, eierlegend.

hält. Mir schien sie auf den ersten Blick durchaus einer jungen *Septaria* s. *Navicella* zu gleichen; der Fundort liegt wieder unter dem Schwingungskreis; das Tier wird sich vermutlich im Süden wieder finden und weiter verbreitet sein. Damit hätten wir eine bestimmte Familie von Köcherfliegen, welche altertümliche Vorderkiemer nachahmen; denn *Valvata* steht den Rhipidoglossen vermutlich weit näher als angenommen wird. Kopien und Bilder stammen vom Lande.

Fortpflanzung.

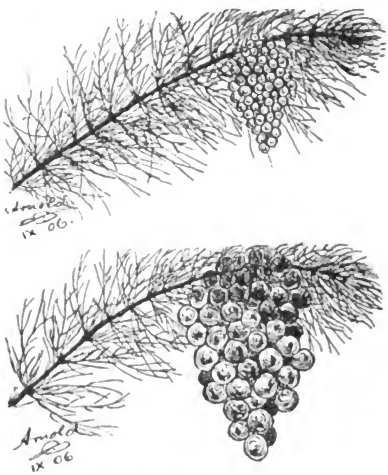
Hier sind einige Ergänzungen zu bringen.

Unsere Aquarienvereine haben in neuester Zeit mehrfach Ampullarien eingeführt. Man hat sie zur Fortpflanzung gebracht. Nach

Digitized by Google

W. Köhler *) steigt das Weibchen von *Ampullaria gigas* Spix zum Laichen zumeist nachts oder in den ersten Morgenstunden, d. h. zur Zeit der höchsten Luftfeuchtigkeit, aus dem Wasser heraus und entlässt Ei auf Ei in regelmässigen Pausen von 20—25 Sekunden, wobei jedes Ei, bei senkrechter Lage des Tieres an der Glaswand, auf dem Fusse nach oben wandert, wohl infolge von Wimperung (Textfig. 217). Der frische Laich, der 100—300 gleichgrosse Eier enthält, ist rosa und wird erst in den

218.



Laich von *Marisa rotula*, oben frisch abgelegt, unten gequollen. Nach Arnold.

nächsten Tagen beim Eintrocknen blass. Nach drei Wochen schlüpfen die Jungen aus, die binnen vier Monaten bis zur Grösse von erwachsenen Paludinen heranwachsen. Auch C. Böttger**) bezeugt, dass er junge Ampullarien mit einer Geschwindigkeit wachsen sah, die ihm von keiner anderen Schnecke bekannt sei. Interessant ist es demgegenüber, dass *Marisa rotula****) ihre Eier in Trauben unter den Wasserspiegel an Pflanzen ablegt, wo sie bald anschwellen und bereits nach acht Tagen die Jungen entlassen (Textfig. 18).

*) W. Köhler, Über Laichgeschäft und Geschlechtsunterschiede bei *Ampullaria gigas* Spix. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. 1905.

**) Caesar Böttger. Aus dem Leben einer *Ampullaria*. Nachrbl. d. d. mal. Ges. XXXVIII. 1906. S. 219.

***) P. Arnold. *Marisa rotula*, eine neu eingeführte Schnecke. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde. XL. 1906.

Digitized by Google

Ampullaria gigas hat ausserdem einen typischen sekundären Geschlechtsunterschied, der ausnahmslos zum richtigen Erkennen führte. Kopfunterseite und Schnauze des Männchens sind hell gelblichweiss, die des Weibchens dunkelgrau bis graubraun. Hier handelt es sich nicht um die Farbe der Geschlechtsprodukte, an der Gemmill*) Zwitterindividuen von *Patella vulgata* schon von aussen feststellen konnte, — grünes Ovar, gelber Hoden.

Hier mag der sexuelle Unterschied von *Fulgur caricum* eingeschaltet werden. Die Schale der Männchen hat nach Dall einen schmäleren, mehr zylindrischen Sipho, die der Weibchen einen offenen, weiten.

Nach H. Crosse und P. Fischer**) haben junge Ampullarien das Periostracum bestachelt, ähnlich wie manche Paludinen, über die Kobelt***) soeben vergleichende Untersuchungen anstellt, die indes noch nicht zum Abschlusse gelangt sind.

Wanderungen zum Zwecke der Fortpflanzung sind von einigen marinen Formen bekannt; sie führen nach oben möglichst an oder über die Wassergrenze. Dall bemerkt sie von einem *Tritonium*, Letellier von *Purpura lapillus*, wobei die Tiere, wahrscheinlich durch den Geruch ihres Purpurs geleitet, zu grossen Massen sich ansammeln, Jeffreys und Bergh von Lamellariiden.

Die riesigen Schwärme pelagischer Janthinen und Heteropoden, die gelegentlich durch den Sturm an den Strand geworfen werden, sind wohl auf periodisch günstige Fortpflanzungszeiten zurückzuführen. Doch fehlen solche Anhäufungen auch im Litoral nicht. Nach Heilprin bildet bei Florida *Vermetus varians* ganze Riffe (Explorations of the west-coast of Florida. 1887).

Über die Begattung der Acmaeen macht Willcox neuerdings eigenartige Mitteilungen. Trotzdem die Tiere keinen Penis haben, besteigt doch das Männchen das Weibchen, aber nicht auf der rechten Seite, wo die Genitalöffnung liegt, sondern auf der linken Seite des Nackens; und eine Untersuchung des epithelialen Wimperschlags zeigt, dass er von hier aus nach rechts gegen den Genitalporus gerichtet ist, so dass das Sperma, zwar frei entleert, doch auf die sicherste Weise in die weiblichen Endwege geleitet würde, eine höchst eigenartige Copula ohne Penis. Ihr entspricht eine frühere Angabe von Fischer, wonach man im Gonadenraum von *Patella* gelegentlich entwickelte Larven antrifft, daher die Befruchtung eine innere sein musste.

---

*) Gemmill, On some cases of hermaphroditism in the limpet (*Patella*) with observations regarding the influence of nutrition on sex in the limpet. Anat. Anz. XII. 1896. S. 392—394.

**) H. Crosse et P. Fischer, Note sur l'épiderme hispide des jeunes *Ampullaria*. Journ. de Conchyl. (3) XXX. 1890. S. 114—115.

***) W. Kobelt, Die westeuropäischen *Vivipara*-Arten. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde. III. 1906.

Digitized by Google

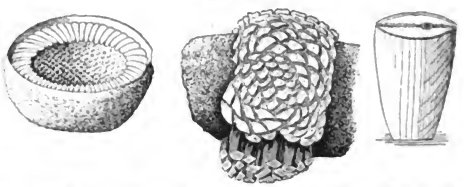
Bei *Nassa obsoleta* findet nach Dimon die Paarung bei steigender Flut statt und dauert einige Minuten. Auch hier sind die Männchen durchschnittlich kleiner als die Weibchen. Wunderlicherweise paart sich bisweilen Männchen mit Männchen.

Mit der Befruchtung soll auch die Adelphophagie, die Ernährung einzelner, sich in einer Eikapsel entwickelnder Eier auf Kosten der übrigen, zusammenhängen. So wird von Mc. Murrich (1886) für *Fasciolaria* angegeben, dass von den ca. 200 Eiern in einem Cocon die grosse Menge der zerfallenden Eier, die den wenigen gedeihenden Embryonen als Nahrung dienen, unbefruchtet geblieben seien. Ähnlich bei *Vermetus*. Bei *Fulgur* würde ein Fortschritt insofern gegeben sein, als nur wenig Keime vorhanden sind, aber dafür um so dotterreicher.

Künstliche Parthenogenese erzielt Loeb bei den Eiern von *Lottia* und *Acmaea* durch Zusatz von Kalium- oder Natriumchlorid zum Seewasser*), es wurden Larven erzeugt. Bei *Lottia* ermöglicht Benzol oder ein Alkali die Reifung der Eier**). Zu solchen Experimentalstudien gehören auch die Versuche von Wilson an *Patella*-Fiern***). Bei Zerstückelung zeigte sich stets, dass bestimmte Blastomere oder Komplexe von Blastomeren bestimmte Organe ergaben, woraus auf eine durchgeführte Mosaikstruktur des Eies zu schliessen ist.

Hedley bringt verschiedene Abbildungen von Eicocons, die ich einfüge (Textfig. 219). Auch mag ergänzt werden, dass flachgedrückte, scheiben-

Fig. 219.



Links: Laich von *Lotorium Spengleri* Chemn. In der Mitte: Laich von *Purpura succincta* Mart. Rechts: eine einzelne Kapsel daraus. Nach Hedley.

förmige Kapseln, die in der Mitte eine kreisrunde Öffnung tragen, zu Pleurotomiden gehören. Ähnlich, doch halbkugelig, sind sie bei *Mangilia*. *Nassa obsoleta* legt die Kapseln einzeln ab; Pyramidellen machen einen linsenförmigen Laich mit zahlreichen Eiern.

*) J. Loeb, Artificial parthenogenesis in Mollusca. Univers. Col. Public. Phys. I. 1904. S. 7—9.

**) —— On chemical methods by which the eggs of a mollusc (*Lottia gigantea*) can be caused to become mature. Ibid. III. 1905. S. 1—8.

***) Wilson, Experiments on the cleavage mosaic in *Patella* and *Dentalium*. Journ. Exp. Zool. Baltimore. I. 1904. S. 197—268.

Digitized by Google

Cunninghams Angabe in der Nature (LIX, 1899), wonach die Eikapseln von *Buccinum* und *Murex* von der Sohlendrüse gebildet werden, ist doch wohl in dem Sinne zu deuten, dass nicht die Abscheidung, sondern nur die Formung vom Fusse geleistet wird. Die Unterscheidung mag schwer sein.

Chemische Analysen der Kapseln liegen einige vor, die indessen über allgemeine Angaben kaum hinauskommen. Nach Krukenberg*) bestehen die Eikapseln von *Buccinum, Murex, Purpura* und *Fusus* aus reinem Conchin, die Kittsubstanz, die sie zusammenhält, aus Keratin, was doch weit mehr auf verschiedene Ausbildung der einzelnen Eileiterabschnitte in dem früher angegebenen Sinne, als auf eine Beteiligung des Fusses an der Sekretion hindeutet. Bei Gallertlaichen, wie sie *Ampullaria* liefert, handelt es sich um einen Eiweisskörper, der nur spärlich mit Conchinmembranen durchsetzt ist. Engel**) erkannte in den Kapseln von *Murex* ein schwefelhaltiges Keratin und einen schwefelfreien, conchinartigen Körper. —

Eine Beziehung zwischen Ovi- und Viviparität auf der einen und dem biologischen Verhalten auf der anderen Seite zeigt Willem***) bei *Littorina*. *L. rudis* und *neritoides* sind als Luftatmer vivipar, *L. littorea* und *obtusata* als Wasseratmer ovipar. Bei Vermetiden, Volutiden, Melanien, die gleichem Wechsel unterliegen, fehlt uns das Verständnis für die Ursache.

Höchst eigenartig ist der Brutsack, den nach Moore†) *Tanganyikia rufifilosa* am Halse trägt; denn er liegt nicht auf der Seite der Geschlechtsöffnung, sondern neben dem linken Tentakel und steht durch eine Furche mit dem Genitalporus in Verbindung. Die gleiche Einrichtung hat *Melania episcopalis*.

Ökonomische Verwendung.

Die Weichtiere haben im wirtschaftlichen Leben der Völker von jeher eine grosse Bedeutung gehabt, am meisten naturgemäss an den Gestaden des Meeres; doch hat sich der Einfluss sehr früh bis weit in das Binnenland erstreckt. Vielleicht ist kein Gegenstand so geeignet, die prähistorischen Zeiten mit der Gegenwart zu verknüpfen, als die Verwendung der Mollusken; denn was wir im grauen Altertume bei uns

*) C. F. W. Krukenberg, Fortgesetzte Untersuchungen über Skelettine. Zeitschr. f. Biol. XXII. 1886. S. 241—260.

**) W. Engel, Berichtigung und Ergänzung zur Untersuchung der Eischalen der *Aplysia*. Ibid. XXVIII. 1892. S. 345—352.

***) Willem, Prosobranches aériens et Pulmonés aquatiques. Bull. ac. Belg. (3) XXIX. 1895. S. 73—83.

†) J. E. S. Moore, The Molluscs of the great African lakes. Quart. Journ. Micr. sc. (2) XLII. 1899.

Digitized by Google

finden, hat sich jetzt in entlegenen Teilen der Erde noch bei unkultivierten Völkern erhalten, wenn es auch vor der sich ausbreitenden Zivilisation mehr und mehr dahinschwindet. Die Weichtiere dienen nicht nur als Nahrungsmittel, ihre Schalen nicht nur als Schmuck, als Abzeichen der Würde, sondern sie sind an vielen Stellen der Erde zum wichtigsten Wertmesser, zum Geld selbst, geworden, ja möglicherweise in ihrer Form geradezu die Vorläufer unserer heutigen Münzen. Dadurch erhalten sie eine Wichtigkeit, wie kein anderes Objekt, denn sie beherrschen geradezu die ganze Ökonomie mancher Stämme.

Wenn es demnach untunlich erscheinen mag, bei dem engen Zusammenhange der früheren und der jetzigen Verwendung, die sich, wie es scheint, in gar nichts als im Schauplatze unterscheidet, eine historische Einteilung vorzunehmen und zeitliche Grenzen zu ziehen, so mag's doch praktisch erscheinen, zunächst Locard in seinen „Mollusques dans l'antiquité" auf das archäologische Gebiet zu folgen (Mém. Acad. d. sc. de Lyon XXVI. 1885. Dazu 31. 32).

Die Vorderkiemer im Altertum.

Am bekanntesten sind wohl die Kjökkenmöddinger von Dänemark, jene Schalenhaufen von mehreren hundert Meter Länge, die aufgehäuften Küchenreste der Urbevölkerung. Neben Austern und Pulmonaten enthalten sie namentlich *Littorina littorea*, seltener *L. obtusa*, *Nassa reticulata*, *Buccinum undatum*. Ähnliche finden sich in Frankreich, in England, wo sie jünger zu sein und aus der römischen Periode zu stammen scheinen, in Portugal am Tejo, in Japan, wo sie Siebold auf die Ainos zurückführen will, in Nordamerika, Neuschottland, Neujersey, Maine, Massachusetts, Florida, hier auch *Paludina integra* Say enthaltend; an der Mündung des Manatee River fand sich eine grosse Bank, die aus Schalen von *Busycon* (*Pirula*) zusammengesetzt war*). Dazu die Sambuquis von Brasilien, ähnlich von Feuerland und Neuseeland. Grosse Haufen in der Bai von Jeddo in Japan enthielten 24 Molluskenarten, worunter nur einige wenige fehlen von denen, die jetzt in Japan auf den Markt kommen**).

In Frankreich fand man in Dolmen Halsbänder von *Columbella rustica*, ebenso bei Mentone Schmucksachen, die aus durchbohrten *Nassa*, *Buccinum*, Columbellen und Cypräen hergestellt waren. Eigentümlich ist hier der Gebrauch fossiler Formen zu gleichem Zwecke. Fischer hat folgende Arten unterscheiden können:

Cypraea affinis Duj., *subannulata* d'Orb., *fabagina* Lam.;

*) Eugene A. Smith, On the geology of Florida. Amer. Journ. of Sc. and Arts. XXI. 1881. S. 292—309.

**) Edw. S. Morse, Shell mounds of Omori. Sc. Depart. Univers. of Tokio. I. 1881.

Digitized by Google

Cerithium bidentatum Gratel., *inconstans* Gratel., *papaveraceum* Bast., *plicatum* Brug., *minutum* de Serres, *cornucopiae* Sow.;
Terebra modesta Brocchi, *fuscata* Brocchi;
Natica angustata Gratel., *parisiensis* Dech.;
Turritella vermicularis Brocchi, *Archimedis* Brong., *turris* Bast.;
Pleurotoma undatiruga Biv.;
Fusus bulbiformis Lam.;
Nassa prismatica Brocchi, *mutabilis* L., *clathrata* Brocchi;
Paludina lenta Sow.

Dazu Lamellibranchien, Brachiopoden, Nummuliten und selbst ein Ammonit.

Bei Santander enthalten die Muschelhaufen *Patella vulgaris, Littorina littorea* und *obtusa*, auf Korsika *Patella* und *Monodon*; bei S. Louis am Mississippi finden sich *Columbella, Marginella, Conus*, in Europa *Ranella argus, Olivella columbellaris.* Auch wurden die Spitzen von *Fusus* und *Murex* verwendet *).

Die Gastropoden in der Mythologie.

Die Neriten verdanken ihren Namen nach Älian der Legende, wonach Venus eines Tages den Nereussohn, den sie verführt hatte, mit in den Olymp nehmen wollte. Da er die Seinen zu verlassen sich weigerte, wurde er in die Schnecke *Νερίτης* verwandelt, worauf Kupido seine Stelle einnahm.

Weit reicher als bei den Griechen, haben die Mythen der alten Inder die Schnecken symbolisiert. Die Spuren sollen bis auf die alten arischen Überlieferungen in den Veden zurückgehen, der Brahmanismus soll sie weiter ausgebaut haben. Auffällig ist es, wie dabei linksgewundene Exemplare sonst rechtsgewundener Arten die Aufmerksamkeit auf sich lenkten, so namentlich von *Turbinella rapa*, dem Tsankahorn oder Panchajanya. Wischnu, die schaffende und erhaltende Gottheit in der alten Dreieinigkeit, figuriert meist in der Gestalt eines schönen Jünglings mit vier Armen, jeder trägt ein bestimmtes Symbol, den Blitz, die Lotosblume, eine Keule und die linksgewundene Schnecke. Unter den zehn Inkarnationen Wischnus hat die populärste, Krischna, stets das letztgenannte Symbol in der linken Hand. Der erklärende Mythus lautet verschieden. Nach dem einen hatte Panchajanya, ein Meeresdämon, der

*) Bemerkenswert ist *Littorina littorea*, insofern sie sich von der rezenten durch beträchtlichere Grösse auszeichnet. Daraus eine Veränderung des Klimas zu erschliessen, ist bei der Vereinzelung der Tatsache weniger sicher, als die ebenfalls auf die fossilen Mollusken gegründeten Folgerungen, die Bourguignat hinsichtlich des Klimas von Roknia in Algier ziehen konnte. Er kommt zu dem Beweise, dass um 2200 v. Chr. die mittlere Jahreswärme 10° betragen habe, gegenüber 17,5° in der Gegenwart, mit 150 jährlichen Regentagen gegenüber 50, die heutzutage Niederschläge bringen.

Digitized by Google

als Schnecke am Grunde lebte, Sandiponi, welcher Krischna den Gebrauch der Waffen gelehrt hatte, ergriffen. Krischna eilt ihm zuhilfe, erschlägt den Dämon und behält die Schnecke als dauerndes Attribut. Nach der anderen Version trägt Krishna, als Gott der Herden, die Schnecke als Hirtentrompete.

In einer anderen Sekte werden vier Gottheiten, Durgâ, Ganeça, Dévi, Surya, ebensooft mit einer Schnecke, und zwar, wie es scheint, mit einer *Voluta*, dargestellt, und zwar kommen hier auch normal rechtsgewundene Gehäuse vor. Namentlich ist Ganeça, der Gott der Weisheit, der von allen Autoren im Eingang ihrer Bücher angerufen wird, hervorragend. Er ist hervorgegangen aus der Vereinigung von Çiva mit Dévi oder Prithivî, der Personifikation der Erde. Mutter und Sohn werden durch die Schnecke symbolisiert.

Im Jaïnismus, der Sekte der Çracekas, die mindestens bis auf das zweite Jahrhundert unserer Zeitrechnung zurückgeht, zeichnet sich Nemi, durch Askese berühmt, durch Körperstärke aus. Seinem Vetter Krischna, der von ihm im Muschelspiel besiegt war, gelingt es, ihm Liebesgefühle einzuflössen und ihn durch die Ehe seiner übernatürlichen Kraft zu berauben. Aber die Schnecke, die sich nicht bestimmen lässt, bleibt Nemis Symbol. — In einem anderen Falle lässt sich ein Amulett auf einen längsdurchschnittenen *Triton* zurückführen. Ein *Triton* taucht auch auf im buddhistischen Priesterorchester als vornehmstes Musikinstrument, ähnlich in Japan und auf Ceylon. Auf den Darstellungen der Prozession des heiligen Buddha-Zahnes halten die Hunderte der heiligen Mädchen jede ihre Schnecke. Ebenso rief bei den alten Indern und später bei den Japanern die Schneckentrompete die Krieger zum Streite und die Gläubigen zum Opfer. Ja die Schnecke genoss selber göttliche Verehrung und wurde nach bestimmtem Ritus angebetet. Ja die Holländer haben bis in die Gegenwart mit dem Tsankahorn gute Geschäfte gemacht; bei ihren Fischereien in Tutikorin sammelten sich die Gläubigen, um zu sehen, ob ein linksgewundenes Stück, in das sich ein Begleiter des Rama, von einem Meeresdämon verfolgt, geflüchtet hat, zu erstehen wäre. In Kalkutta wurde 1882 ein Stück für 450 Rupien losgeschlagen. Sowohl *Turbinella rapa* als *T. pyrum* kommen in Betracht. Die Fischerei, jetzt freigegeben, war früher auf Ceylon bei den Holländern fiskalisch. Sie brachte in manchen Jahren bis 80000 M. an Abgaben ein. Älian weiss eine ähnliche Legende. Die Stromben haben einen König, ausgezeichnet durch Schönheit; er taucht zuerst im Meere auf und unter, und alle folgen ihm. Dem Fischer, der ihn erbeutet, bringt er Glück. In Byzanz zahlen ihm alle anderen Fischer eine attische Drachme.

Die wissenschaftliche Malakologie der Alten.

Weitverbreitete Sprachwurzeln betreffen namentlich die Landschnecken und Muscheln. Von Vorderkiemern taucht besonders *Buccinum* in weiter

Digitized by Google

Verbreitung auf, *buccin* französisch, *bouka* arabisch, chaldäisch, hebräisch. Das hebräische queren ist zum griechischen κῆρυξ geworden, wovon sich *Cerithium* ableitet. Ist es die Schnecke, als Signaltrompete auf der Stirne getragen, die als Horn das Zeichen des Häuptlings abgab? Auf dem Libanon führen die Weiber noch jetzt einen ähnlichen Kopfschmuck.

Die alten Ägypter scheinen sich nur wenig mit Fischfang beschäftigt zu haben und ausschliesslich auf dem Nil. Fische waren vielfach verboten als Speise, und somit findet sich gar kein Hinweis auf Seeschnecken, Wahrscheinlich stand Moses noch unter dem Einfluss ägyptischen Priestertumes, als er den Genuss alles Wassergetiers, das nicht Flossen, noch Schuppen trägt, untersagte. Die Folge scheint gewesen zu sein, dass selbst die Verwendung der Schnecken zu Trompeten unterblieb. Nur auf den Purpur wird im alten Testament oft verwiesen. Bei den Griechen finden sich frühzeitig viele Spuren vom Gebrauch von Land- und Seeschnecken als Nahrungsmittel. Aber selbst bei Aristoteles kommen gerade die letzteren so schlecht weg, dass es kaum möglich ist, bestimmte Genera zu unterscheiden. Nicht viel weiter kommt man mit griechischen Dichtern aus den ersten Jahrhunderten unserer Zeitrechnung, wie Oppianus und Älianus; sie zählen viele Formen auf, die kaum zu determinieren sind. Interessant erscheint vielleicht des letzteren Angabe, wonach den Schnecken des Schwarzen Meeres ein Wandertrieb innewohnt. Den Winter verbringen sie in der milden Propontis, den Sommer zu Ägiolus, wo eine weiche Seebrise herrscht. Liegt hier die Beobachtung zugrunde, dass manche Schnecken, wie *Purpura*, zur winterlichen Laichzeit an die Oberfläche kommen? Gesund erscheint auch der Schluss, den die Griechen, wie bereits Xenophanes im siebenten Jarhundert v. Chr., aus dem Vorkommen fossiler Mollusken auf den Gebirgen zogen. Sie folgerten richtig, dass das Meer einst so weit das Land bedeckt haben müsse, worin sich ihr naturgemässes Denken sehr vorteilhaft vor der Verkehrtheit späterer christlicher Anschauungen auszeichnete. Im ganzen übten die Lebensgewohnheiten der viel beweglicheren Cephalopoden eine viel höhere Anziehungskraft aus, als die trägen Gastropoden.

Bei den Römern fällt die Ernte kaum reicher aus. Ausser Plinius finden wir einige Autoren, u. a. den Censor Cato, die namentlich die essbaren Arten aufzählen und auf ihren kulinarischen Wert prüfen. Plinius erwähnt *Murex, Purpura, Strombus, Otiae* (*Haliotis* und *Patella*) u. dergl. m., ohne wissenschaftlichen Fortschritt.

Die praktische Verwendung der Prosobranchen bei den Alten.

Purpur und Hyazinth. Es soll keinem Zweifel unterliegen, dass die Erfindung der Purpurfärbung in der Textilindustrie in den östlichen Mediterranländern gemacht worden ist, wenn auch die Erwähnung in babylonischen Keilschriften stutzig machen könnte. Zeitlich verliert sie sich in

Digitized by Google

sagenhafter Ferne; u. a. wird sie dem Herkules von Tyrus zugeschrieben und bis etwa 1500 v. Chr. zurückverlegt. Tyrus und Sidon haben sich stets durch die Vollkommenheit ihrer Erzeugnisse ausgezeichnet; die Schalenhaufen, die ihre Fabriken zurückliessen, erstrecken sich auf Hunderte von Metern bei mehreren Metern Höhe. Die Rezepte, die die Alten, namentlich Plinius, angeben, sind sehr kompliziert. Es kommt dazu, dass schon lange vor unserer Zeitrechnung Farbstoffe aus dem Pflanzenreich dem roten, violetten und amethystenen Schneckenpigment Konkurrenz zu machen suchten. Von Tyrus und Sidon aus wurden die östlichen Länder versorgt, Babylon, Arabien, Indien. Alexander der Grosse fand nach Plutarch in der Schatzkammer von Susa 5000 Zentner Purpur vor, der trotz zweihundertjähriger Aufbewahrung seine ganze Schönheit behalten hatte und einen Wert von 120 Millionen Mark darstellte, wobei freilich unklar erscheint, ob es sich um den reinen Farbstoff, oder, was wahrscheinlicher ist, um gefärbte Stoffe handelte. Denn die Färbung musste gleich bei der Behandlung der Purpurdrüse vorgenommen werden und erforderte, je nach der Art des Fadens, verschiedene Prozeduren. Der assyrische Purpur bedeutete bunte Gewebe in geschmackvollen Mustern. Unter den Schätzen, die Aurelian nach der Einnahme von Palmyra vor den Römern ausbreitete, stach nichts so sehr in die Augen, als ein Purpurmantel von so wunderbarem Glanze, dass selbst der des Kaisers dagegen matt erschien wie Asche. Er sollte ein Geschenk des Perserkönigs sein, und der wollte ihn wieder aus Indien haben. Man sandte die geschicktesten Färber aus, um die Herkunft ausfindig zu machen und die Kunst zu erlernen. Doch waren alle Anstrengungen umsonst. Gleichwohl scheint es, dass die Inder den Schneckenpurpur nicht gekannt haben.

Bei den Juden geht die Kenntnis bis ins graueste Altertum zurück. Moses erwähnt ihn vielfach. Holofernes sass unter einem purpurnen, goldverzierten Pavillon etc.

Später, beim Verfall der römischen Kaiserzeit, sank die einst kostbare Farbe, anfangs das Abzeichen der Könige, dann der Vornehmen, immer mehr im Werte und kam unter das gemeine Volk, bis sich dann die Kenntnis der immerhin umständlichen Gewinnung vollkommen verlor oder auf gelegentlichen Gebrauch von seiten einzelner Fischer beschränkte.

Gastronomie. Bei den Ägyptern standen die Mollusken auf der Proskriptionsliste. Die Aversion scheint sich von da bis Kleinasien erstreckt zu haben. Dass den Juden der Genuss verboten war, wurde oben erwähnt. Anders die Griechen. Schon aus dem sechsten Jahrhundert v. Chr. haben wir eine Gastronomie des epikureischen Dichters Archestratos, in der die Weichtiere figurieren. Allerdings scheinen Griechen und Römer neben Cephalopoden insonderheit Landschnecken und Austern bevorzugt zu haben, so dass von dem reichen Gemisch der

Digitized by Google

frutti di mare der heutigen Italiener wohl noch keine Rede sein konnte. Immerhin zeigt die

Materia medica, dass auch Seeschnecken verwandt wurden. Hippokrates erwähnt namentlich die austrocknende Wirkung des Fleisches von *Buccinum*, der Patellen und Purpurschnecken, gegenüber der abführenden der Brühe. Athenäus empfiehlt umgekehrt das *Buccinum*-Fleisch Leuten mit schwachem Magen als besonders leicht verdaulich. In hervorragend gutem Rufe stand die gebrannte und kalzinierte Schale als Kaustikum, auf Wunden, Geschwüre und Brandblasen. Die Asche von *Murex* und *Purpura* ist, mit Honig vermischt, nach Plinius gut gegen Eiterungen am Kopf; ja die *Purpura*-Schale liefert, selbst ohne kalziniert zu sein, mit Wasser ein vortreffliches Topikum. Namentlich aber haben die Deckel in der Pharmakopoe von jeher eine Rolle gespielt. Galenus empfiehlt die von *Purpura*, mit Essig, bei Milzschwellung und zur Erleichterung der Entbindung, Dioskorides preist sie, mit Öl, als Mittel gegen Haarschwund, vielleicht der älteste Vorläufer eines ungeheuren Reklameschwindels in dieser Hinsicht. Bei Entbindungen soll es vorteilhafter sein, damit zu räuchern.

Schliesslich haben die Weichtiere den Alten zu mancherlei Symbolik Veranlassung gegeben. *Triton*, Neriten u. a. gehören ja ihrer Mythologie an. Der Gebrauch als Buccina, d. h. Trompete, scheint auf *Triton* s. *Tritonium* zurückzugehen. Locard bricht eine Lanze dafür, dass mit der Muschel der Venus eine *Cypraea* gemeint gewesen sei. *Cypraea tigris*, die bei Lyon gefunden wurde, soll wohl mit dem Kult der Venus und des Priapus zusammenhängen. Die Konchospirale soll zudem eine praktische Bedeutung gehabt und zur Erfindung der Schraube geführt haben.

Schnecken als Geld.

Dafür kommen im wesentlichen drei Gebiete in Betracht, die Inseln der Südsee, Afrika und Amerika, mit manchen Ausstrahlungen.

a) Die Südseeinseln*).

Schmeltz zählte 154 Weichtiere auf, die in Indonesien und Oceanien Verwendung finden (Rep. brit. assoc. for the advanc. of sc. 1894).

Die Einwohner von Polynesien und Samoa scheinen am wenigsten auf den Gedanken gekommen zu sein, sich ein in fester Währung stehendes Tauschmittel zu schaffen. Nur auf Samoa liefen einst die Deckel von *Turbo petiolatus* L. und *T. imperialis* Gm. von den Vitiinseln unter dem Namen Mata pusi als Geld um. Auf den Sandwichinseln kursierte früher die Kaurischnecke; feinere Stücke von starkem Glanz und tiefgelber Farbe waren ausserordentlich wertvoll und

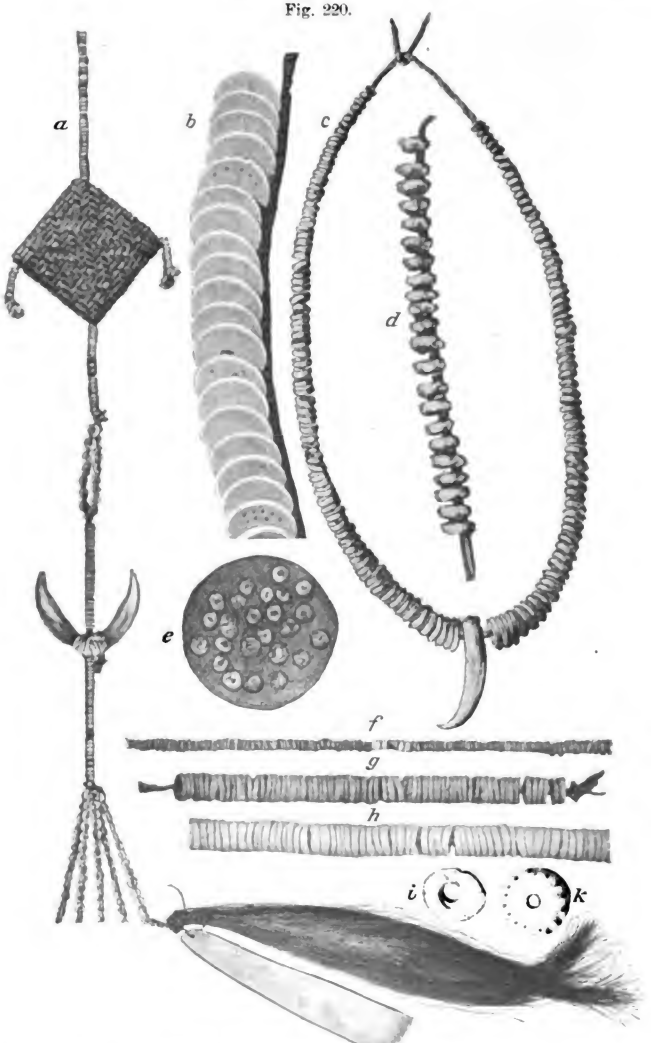
*) O. Schneider, Muschelgeldstudien, nach dem hinterlassenen Manuskript bearbeitet von Karl Ribbe. Dresden 1905.

Digitized by Google

konnten nur von den höchsten Häuptlingen erworben werden. Auffälligerweise liegt der Hauptherd für den Gebrauch des Schnecken- und Muschelgeldes in Form unserer Münzen nahe dem Ostpol, auf dem alten Festlandsrand, wo sich selbst weisse Händler noch jetzt oft auf manchen Umwegen die einheimischen Sorten verschaffen müssen, um bestimmte wertvolle Produkte, z. B. Goldstaub, einzutauschen. In Mikronesien und Melanesien herrschen vielfach Schnüre aus Scheibchen, die von *Cassis rufa* und verschiedenen Muscheln zu stammen scheinen, als Gau und Kau. Sie dienen als Schmuck oder wertvolle Münze. Tekaroro heissen Schnüre, die abwechselnd aus *Conus*- und Kokosscheiben gebildet sind, über meterlang, die Scheiben 5—12 mm im Durchmesser und 1—3 mm dick, sorgfältig abgeschliffen. Auf den papuanischen Inseln, namentlich im Bismarckarchipel, ist besonders Diwarra oder Tambu in Kurs, hergestellt aus *Nassa camelus* Mart., und falsche Diwarra aus *Nassa globosa* Quoy. Die Schnecke, die namentlich bei Neupommern die Mangroveregion bewohnt, wird unter dem Namen Palatambu mit Netzen, oder Bambusröhren, oder den Blütenscheiden der Betelpalme erbeutet. Die Reise nach den Fundstätten ist mit grossen Gefahren verbunden wegen des misstrauischen und kriegerischen Verhaltens der Anwohner. Die erbeuteten Palatambu oder rohen Schnecken werden mit Hilfe eines Steinhammers des Höckers beraubt, indem man sie in die drei Eindrücke einer Kokosnuss klemmt. Dann werden sie auf verschiedene Pflanzenfasern gezogen und umständlich gebleicht. Diese Diwarraschnüre haben die grösste Bedeutung im Leben des Kanaken, von der Geburt bis zum Tode, und füllen sein ganzes Sehnen aus, worüber bei Schneider anschauliche Schilderungen zu lesen sind. Für Diwarra ist alles käuflich, jedes Verbrechen zu sühnen. Diwarra verschaffen sich die Häuptlinge von den Armen durch List und Betrug. Der Diwarraschatz macht den ganzen Reichtum aus, um schliesslich beim Tode kommunistisch, aber höchst ungerecht, verteilt zu werden und so dem Toten ein dauerndes Andenken zu sichern. Pala bedeutet im gleichen Gebiete die Sorten von Muschelgeld, die nicht, wie die Diwarra, aus ganzen Schnecken, sondern aus einzelnen, dicht aneinandergereihten Scheibchen bestehen. Man kann zwei Arten unterscheiden, nämlich eine solche, die aus der Wand von Schnecken oder Muscheln herausgeschlagen, und eine zweite, die aus *Conus*-Scheibchen, d. h. aus der abgeschlagenen Spira bestimmter *Conus*-Arten, genommen wird. Zu ersterer werden *Nautilus*, Muscheln, *Strombus*-, *Cypraea*- und *Chrysostoma*-Arten verwendet, zu letzterer verschiedene Spezies von *Conus*. Mit bestimmten Stein- oder Muschelhämmern werden zumeist die Stücke zurechtgeschlagen; die Durchlochung, die bei *Conus* überflüssig ist, geschieht mit einfachen Bohrern, Holzstücken, die mit einer Steinspitze, einem Haifischzahn oder dergl. versehen sind und mit den Fingern gedreht werden, oder mit kunstvolleren Drillbohrern. Die auf eine Schnur

Digitized by Google

Fig. 220.



a Schweinegeld. *b* Geldschnur aus *Conus*-Scheiben vom Gilbert-Archipel. *c* Gau. *d* ein Stück ächte Diwarra in natürl. Gr. *e* untere Fläche eines zylindrischen Schleifholzes. *f* Tingerib. *g* Binnam. *h* A'Mui. *i*, *k* durchlochte Geldscheiben.

Digitized by Google

gereihten Scheiben werden endlich durch hin- und hergeriebenen Bimsstein geglättet (vergl. Textfig. 220). Oder es erfolgt vorher ein Glattschleifen der einzelnen Scheiben, wiederum auf sehr wechselnde Weise, am vorteilhaftesten so, dass ein Holz an der Unterseite in vielen kreisförmigen Vertiefungen die Schalenstücke aufnimmt und dann von Frauen über einen abgepassten Stein hin- und herbewegt wird, oft mit kunstvollen Geräten. Die Geldschnüre haben verschiedene Namen, je nach dem Weichtier, aus dem sie hergestellt sind: Binnam, aus *Conus striatus* L., *C. stercus muscarum* L., *C. tulipa* L. und *C. bullatus* L., ist selten, weil die Eingeborenen den Stich des Tieres fürchten; Munbuhn stammt von *Chrysostoma paradoxum* Born, A'Pirr von *Cypraea annulus* L. und *C. moneta* L. Von anderen ist das Schaltier unbekannt, so vom Arangit Neumecklenburgs, von dem $^1/_4$—$^1/_2$ m so viel gilt, als 10 Faden der sonst so hoch geschätzten Diwarra, oder ein Weib, oder zwei Schweine. Schneider bildet eine ganze Reihe verschiedener Geldsorten ab, die unter anderem Namen, je nach der Herkunft, Farbe und dergl., als Tapsoka, Mait, Tingerib, Miu, Tikutkut, Lollat auch abweichenden Gebrauch finden, besonders als Frauengürtel.

Als Ringgeld kommen hie und da die grossen Arm- und Fussringe aus *Turbinella* und *Chrystomus* in Gebrauch, die sonst nur Schmuckstücke und als solche weiter verbreitet sind.

Besonders kompliziert sind manche Geldsorten der Papuas, die in erster Linie als Schweinegeld dienen, an der Ostküste von Neumecklenburg. Es sind Ketten von mehreren Metern Länge, zum Teil doppelt und mehrfach, angebracht an gegenüberliegenden Ecken eines aus Pflanzenstoffen geflochtenen Quadrates, von dem die beiden anderen Ecken Quasten tragen aus Geldschnüren. Die Ketten bestehen zum Teil aus den gleichen Geldschnüren, zum Teil sind die Scheibchen flach aneinandergereiht, wie wir etwa ein Armband aus Münzen herstellen. Dazu kommen Verzierungen mit Hundezähnen u. dergl. Für ein solches Geldstück kann man eine Sklavin kaufen; und nach dem Schlachten wird der Schweineschwanz an das Ende einer der herunterhängenden Schnüre befestigt. Die Anzahl der Schwänze erhöht den Wert der Münzen.

Solche und ähnliche Geldsorten scheinen über die Salomonen und Fidschi-Inseln bis Neukaledonien verbreitet zu sein. Auf den Neuen Hebriden haben die *Conus*-Schnüre und das Somgeld eine ähnliche Bedeutung erlangt wie die Diwarra. Gemessen wird nach Klafterweite, etwa 165 cm, so dass eine grosse Menge einzelner Platten dazu gehört (sonst gelten Fausthöhe, Spannenweite, Abstand der Brustwarzen u. dergl. als Mass). Auf den Banks-Inseln wird Muschelgeld zu 100% auf unbestimmte Zeit verliehen; ja der Reiche kann wunderlicherweise den Armen zwingen, von ihm Geld zu leihen, wogegen sich der Arme nur

Digitized by Google

dadurch zu wehren vermag, dass er jenen wenigstens eine kleine Summe von ihm zu borgen veranlasst. Rückzahlung ist Ehrensache, bleibt sie aus, dann erfolgt Einquartierung.

b) Afrika.

Die Beziehungen zwischen Südasien und Afrika scheinen sehr alt zu sein. Wenigstens werden schon zu Ende des fünfzehnten Jahrhunderts Ketten aus Scheiben vom indischen *Conus imperialis* aus dem Kongogebiet genannt, andere von *C. papilionaceus* von Fernando Po. Dazu kommen solche aus *Solarium*-Scheiben, ebenfalls von den Prinzeninseln. Sie waren vierfach durchbohrt und flach aufgereiht. Der Wert der Schmuckstücke war hoch, gleich einem Sklaven.

Spezifisch afrikanisch ist das *Achatina*-Geld, das uns hier nichts angeht. Auf ein anderes ist man erst neuerdings aufmerksam geworden, nämlich auf

das Simbos- oder *Oliva*-Geld.

Man hat im Innern des Kongostaates jetzt noch kleine Oliven als Reste einer Münze angetroffen, die ausser Kurs ist, sonst aber ihren regelrechten Wert hatte. Durch den Nachweis wird, wie Schneider wohl mit Recht annimmt, der alte Irrtum, es handle sich auch hier um *Cypraea*, aufgeklärt. Denn wenn alte Schriftsteller des sechzehnten bis achtzehnten Jahrhunderts von Schneckenhörnlein reden, die dunkel und glatt sind und nach Grösse und Form einem Pistazienkerne gleichen, so passt das keinesfalls auf die im erwachsenen Zustand gewindelosen, höckerigen, hellen Kaurischnecken, sondern eben auf die Oliven. Von ihnen wurden die dünnschaligen, kleinen, glatten, grauen am meisten geschätzt, d. h. *Oliva nana*, von der Grösse einer Kaffeebohne. Doch scheinen auch zwei andere Arten in Frage zu kommen. Sie wurden teils als Fetische im Haare getragen, teils als Münzen abgezählt oder mit einem aus Rinde geschnitzten Gefäss von bestimmter Grösse gemessen. Der Hauptfundort war eine Insel südlich von der Kongomündung, wo der König von Kongo einen Verwalter hatte, der die Schnecken sammeln liess und teils ablieferte, teils unterschlug. Nachher traten die Portugiesen an seine Stelle. Die Ilha do dinheiro ist inzwischen zur grösseren Hälfte abgetrennt und der Kanal, der sie vom Festland trennt, versandet, worin vielleicht der Grund für das Erliegen der Münzstätte zu suchen ist. Die Portugiesen erwiesen sich noch dazu bald als Falschmünzer, die eine andere, noch unbestimmte *Oliva* von Brasilien einführten, wohl von Rio Janeiro. Doch wurden die Simbo de Janeiro, die falschen Zimbismuscheln, von den Negern wenig geachtet. Jetzt ist

die Kaurischnecke

das Zahlungsmittel für Afrika geworden. So verbreitet sie in Afrika

Digitized by Google

ist, so unsicher bleibt die Zeit ihrer Einführung, ja es ist noch nicht entschieden, ob die *Cypraea moneta*, die ihre Hauptfundstelle an den Malediven hat, erst durch die Weissen in den schwarzen Erdteil gebracht worden ist. Timbuktu gilt als Zentrum der Ausbreitung. Doch sind an den neuerdings berühmt gewordenen westafrikanischen Bronzen bereits die Helme mit Kauris verziert, und da man deren Alter auf 300—400 Jahre schätzt, so musste jedenfalls der Gebrauch der Schnecke schon damals feste Wurzeln geschlagen haben.

Ausser der *Cypraea moneta* wird bekanntlich auch *C. annulus* verwandt, von gleicher Herkunft, gelegentlich noch *C. caurica* L., *erosa* L. *helvola* L. Alle diese Formen gehören dem Ostpolgebiet an, von den Seychellen bis zum westlichen Pacific. Die Angaben über mediterranes Vorkommen haben sich nicht bestätigt.

Der Gebrauch der Kauri stammt aus Asien. China sowie Japan sind vielleicht die ersten Länder gewesen, in denen Kauris als Wertmesser und Tauschmittel umliefen. Da auch Japan, von dem wir freilich nichts Näheres wissen, mit in Frage kommt, dürften in jener ältesten Zeit die Cypraeen von den nahen Liu-Kiu-Inseln geholt worden sein; später aber bezog sie China, wenigstens dessen südlicher Teil, aus Ostindien. Unter der Dynastie der Chang wurden sie durch durchlöcherte Kupferstücke ersetzt. Über die Bedeutung der Kauri in China macht Schneider nach Hirth folgende Angaben: „Das moderne chinesische Schriftzeichen für den Begriff der Cowrimuschel wird im Nordchinesischen pei, im Kantonesischen puei, im Koreanischen p'ae, im Japanischen nach Analogie anderer Wörter dieser Lautgruppe hai, was jedoch in der Literatur nicht vorzukommen scheint, indem das Zeichen durch das rein japanische takaragai wiedergegeben wird. Das Zeichen pei ist eins der 214 Klassenhäupter, von denen eins in jedem der vorhandenen chinesischen Schriftzeichen vorkommen muss. Das Klassenhaupt bezeichnet, wie bekannt, die Kategorie, zu welcher das Schriftzeichen seiner Bedeutung nach gehört, während alles, was übrig bleibt, den phonetischen Bestandteil des Zeichens bildet und gewissermassen den gesprochenen Laut des Wortes, wenn auch nicht immer genau beschreibt, so doch andeutet. Das Zeichen pei nimmt unter 214 Klassenhäuptern die 154. Stelle ein. Es sind nach dem nationalen Wörterbuch des Kaisers K'ang-hi über 200 Zeichen damit zusammengesetzt. Eine Musterung der verschiedenen Bedeutungen wirft nun ein schlagendes Licht auf die kulturgeschichtliche Bedeutung der Kauri, die ja seit Jahrtausenden im chinesischen Volksleben aufgehört hat, eine Rolle zu spielen, nachdem sie in

Digitized by Google

den ältesten Zeiten, als es noch keine anderen Tauschmittel gab, dazu gedient hat, in der Hieroglyphenschrift des zweiten, vielleicht dritten Jahrhunderts v. Chr. die Kategorie gewisser zu Handel und Verkehr gehörender Begriffe anzudeuten. Alle die Begriffe, wie kaufen und verkaufen, Tribut, geizig, teuer, kostbar, billig, Geldansammeln, verschwenden usw. sind mit dem Zeichen der Kauri zusammengesetzt. Die Chinesen besitzen eine bedeutende Literatur über diesen Gegenstand. Eins der ältesten Zeichen bedeutet kostbar, ein Dach, unter welchem Nephrit, irdene Ware und Kauri beschützt werden. Das Zeichen ist kulturgeschichtlich interessant, weil es alles erklärt, was den ältesten Kulturmenschen Chinas wertvoll war, Nephritgegenstände (Gefässe, Waffen usw.), irdene Hausgeräte und Geld. Ebenso alt ist das Zeichen für Sohn, mit zwei Schnüren von Kaurimuscheln belastet usw." Auch Marco Polo berichtet noch von den Kauris als Geld, heutzutage sind sie allein noch in Yünnan im Umlauf, wiewohl vorwiegend als Schmuckgegenstände, an Kopfmasken und Pferdegeschirr. In Tibet wich die Kauri schon seit dem zwölften Jahrhundert allmählich dem Silber. In Hinterindien aber hat sie zum Teil jetzt noch Geldwert, das Stück etwa $^1/_{10}$ Pfennig. In ganz Siam waren sie Ende des siebzehnten Jahrhunderts in Geltung, sie kamen von den Lakkadiven, Borneo und den Philippinen als Schiffsballast. So blieb's bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts, sie wurden in Kokosschalen oder Körben gemessen. Seitdem sind sie dem Metallgeld gewichen und dienen nur noch als Verzierung, z. B. an den Kleidern der Kochweiber. In Vorderindien herrschte die Kauri als einzige Währung bereits seit Anfang unserer Zeitrechnung. Jetzt hat sie sich auf vereinzelte innere Distrikte zurückgezogen; aber es ist bekannt, wie noch in neuerer Zeit selbst grosse Summen mit ihr beglichen wurden: ein Kirchenbau z. B., der 4000 Pfd. Sterl. kostete, wurde mit 160 Millionen Kauris bezahlt. Von Indien aus scheint sich die Kauri als Kleinod über ganz Nordeuropa und einen guten Teil von Nordasien verbreitet zu haben. Sie findet sich, mit seltenen *Cypraea tigris*, in prähistorischen Gräbern in Russland, Norddeutschland, England, auf einer Insel im Mälarsee. Am meisten hat sich der Gebrauch gehalten am Zaumzeug von Elefanten und Pferden, ja selbst noch bei einigen Husarenregimentern; der Mensch trägt sie an Gürteln und Taschen, sie bilden den Halsschmuck der Kirgisinnen und zieren den Haubenanhang der Baschkirenfrauen. Die Tiagymädchen tragen zum Zeichen ihrer Jungfernschaft eine Kauri am Schurz. Die Dajaks stecken sie in die Augenhöhlen der erbeuteten Feinde. Als Geld sind sie vereinzelt bis zu den Viti-Inseln und Neuen Hebriden vorgedrungen. Auch in Arabien wurden sie verwendet.

Ihre wichtigste Domäne hat aber die Kauri in der Gegenwart in Afrika. Auffallenderweise sind sie, wie erwähnt, von Westen her eingedrungen, zuerst, wie es scheint, durch die Venezianer über Marokko,

Digitized by Google

später durch die Holländer und nach ihnen durch die Engländer von der Westküste aus, und zwar auf dem Umwege über Europa. Jungen Datums erst ist die Einfuhr der *Cypraea annulus* von der Ostküste, wo sie zu Hause ist. Von Westen her verdrängte die Kauri das Olivengeld. Das Gebiet, wo sie herrscht, geht geschlossen von Timbuktu bis zum Tschadsee, doch mit Oasen dazwischen, wo sie nicht angenommen wird, oder bloss für bestimmte Waren, z. B. beim Milchhandel, dient. Die Adamaualänder und die meisten Sudanstaaten hat sie sich erst in der jüngsten Zeit erobert, und zwar werden die Schnecken einzeln gezählt; ein guter Zähler bewältigt an einem Tage 250—300 000, wobei freilich eine merkwürdige Rechnung zugrunde gelegt wird, nämlich

$$16 \times 5 = 100$$
$$10 \times 100 = 1000$$
$$10 \times 1000 = 10000$$
$$8 \times 10000 = 100000, \text{ in Wahrheit } 64000.$$

Der Kurswert schwankt sehr, teils lokal, teils nach der Einfuhr. Auch wurden durch den Totenkult viele Kauris dem Verkehr entzogen, da sie mit ins Grab wanderten. An der Westküste blieben einzelne Landschaften, die Gold- und Elfenbeinküste, stets von Kauris frei. Jetzt sind sie dort im ganzen Gebiet verschwunden. Charakteristisch war, dass hier die Kauris durchbohrt und aufgereiht wurden. Am Kongo haben sie sich hie und da noch gehalten. Nach Ostafrika, in das Seengebiet, scheinen sie erst durch Missionare eingeführt worden zu sein. Vielleicht sind sie zuerst als begehrter Schmuck vorgedrungen, denn die Neger verwenden sie auf das vielseitigste. Erwähnenswert ist ihre symbolische Bedeutung, wenn sie in Yebu in Botenschnüre eingeknüpft werden und zwei, „von Gesicht zu Gesicht gestellt", Freundschaft bedeuten.

Murex-Geld.

Im Himalaja läuft nach Schneider das Operculum von *Murex ramosus* als Münze um, was bei der reichlichen Verwendung der Deckel zum Räuchern in Asien nicht wunder nimmt. Dieselbe Schnecke scheint es zu sein, die auf den Postwertzeichen des Schutzstaates Travankur an der Südwestküste Ostindiens figuriert. Sie dürfte früher in Währung gestanden haben.

c) Amerika.

Die Rothäute haben wohl die Verwendung der Schnecken als Münze am einseitigsten betrieben. In Kalifornien wurde *Olivella biplicata*, nach dem der Apex abgeschliffen war, auf Schnüre gezogen. Weit wichtiger war aber an der Westküste und bis weit ins Innere hinein der Gebrauch von *Haliotis*-Stücken als zum Teil sehr kostbare Münze, Abalone, wie sie denn ebenso in verschiedener Weise mit *Dentalium*-Röhren verbunden, wertvolle Schmuckstücke lieferte. Besonders eigenartig ist aber die Benutzung weisser und

Digitized by Google

violetter Stückchen von *Busycon* (*Ficula*) *perversum, carica* und *canaliculatum* zusammen mit *Venus mercenaria* an der Ostküste Nordamerikas bis weit ins Innere hinein, insofern als damit eine Symbolisierung und Zeichensprache sich verband. Der Wampumgürtel, d. h. die Schalenstücke auf Lederstreifen gereiht, konnte durch die Gruppierung der verschiedenfarbigen Scherben bestimmte Botschaften ausdrücken, so dass z. B. eine fortlaufende Reihe weisser Stücke eine bestimmte Reihe von Tagen bezeichnete. Berühmt ist ja das noch aufbewahrte Lederstück, das den 1682 abgeschlossenen Vertrag Penns mit den Indianern bei der Gründung Pennsylvaniens darstellt.

Vorderkiemer als Nahrungsmittel.

Es ist wohl kaum möglich, alle Prosobranchien aufzuzählen, die vom Menschen als Genussmittel verwendet werden oder wurden. Von den Kjökkenmöddingern ist oben die Rede gewesen. Manche Arten finden noch heutzutage auch bei Kulturvölkern einen starken Absatz. Von *Littorina littorea* sollen jährlich 1900 Tons auf den Londoner Markt kommen, und ihre Gewinnung soll 1000 Personen beschäftigen. Ähnlich steht es mit *Buccinum undatum*. Sie, wie *Patella vulgata*, führen ihre besonderen Vulgärnamen, die ich nach Martens zitiere:

	holländisch	englisch	nordfranzösisch
Littorina littorea	alikruik oliekruik	periwinkle	vigneau, vignot. guignette, vignette. brélin, verlin.
Buccinum undatum	wulk willoksen	whelk	ran
Patella vulgata	tepelhoedje tepeldoosje	limpet flither	lampette, oeil de bouc, berlin, berdin.

Patellen bilden auch auf den Azoren ganze Haufen von Küchenresten, wo sie neben Littorinen verbraucht werden.

Südeuropa geht im Gebrauch noch weiter; die Bezeichnungen lehren es:

	Venedig und Triest	Unteritalien	Genua, Südfrankreich, Spanien
Murex brandaris	bullo, garusolo maschio	sconciglio	burez, roncera.
— *trunculus*	b., g. femina		
Cassidaria echinophora	porzeleta		
Aporrhais pes pelecani	zamarugola		

Digitized by Google

Cerithium vulgatum	caragolo longo, strombolo		pada
Calcar rugosum *Trochus albidus* — *fragarioides* — *tessellatus*	carogolo tondo, naridola		corn de nineta caracol de plata
Haliotis tuberculata	orecchio de S. Pietro	patella reale	bourdin, oreja
Patella coerulea — *tarentina*	pantalena	patiduzzu	lapède, lappa arapède.

Dazu kommen *Natica* und *Triton.*

In Tokio traf von Martens auf dem Fischmarkte

Rapana Thomasi = akanisi, *Haliotis gigantea* = awabi, *Turbo cornutus* = sasai.

In China kommt der grosse *Hemifusus colosseus* auf den Markt; dazu *Rapana bezoar* und *Purpura luteostoma. Turbo marmoratus* wird im Malaiischen Archipel hochgeschätzt und wurde auf Buton für den Fürsten reserviert. Auf Borneo wird von den Eingeborenen auch *Potamides* (*Telescopium* und *Pyrazus*) verzehrt. In Suez sieht man *Strombus* und *Melongena,* bei den Koreanern *Monodonta, Strombus luhuanus, Turbo chrysostomus, Trochus niloticus, Patella testudinaria* auf Neukaledonien *Strombus gigas* und *Livona pica* in Westindien, *Turbo niger* und *Concholepas peruvianus* in Chile, *Strombus, Nerita, Purpura* und *Turbo* in Britisch-Neuguinea, *Cymba* in Senegambien; Süsswasserarten werden seltener konsumiert, *Navicella* und *Neritina* auf Mauritius, *Ampullaria* und *Neritina* auf Guadeloupe, *Faludina* in Kambodscha (Cooke). Das Fleisch von *Yetus* wird als Nahrungsmittel in Streifen geschnitten und in der Sonne getrocknet.

Andere Verwendungen.

Schmuck. Von jeher haben die bunten Schalen, so wie sie später das Glück sammelnder Liebhaber ausmachten, den Körper der Naturkinder geschmückt. Wohl alle die erwähnten Geldsorten, soweit sie als Ringe Arm oder Knöchel umspannten oder auf Schnüre gezogen wurden, dienten zugleich zur Toilette nicht selten als einziger Gegenstand. Sie sind weit verbreitet durch Polynesien, bei Negern und Hottentotten, bei Indianern bis hinunter zum Feuerland. Eine exorbitante Leistung zeigt etwa der abgebildete Mann von Neupommern (Textf. 221). Von der Kauri wurde bereits geredet. Noch in Kulturländern ist ja mancher Gebrauch eingebürgert, Halsbänder für Kinder, Schmuck für Rahmen, als besondere Industrie auf den atlantischen Inseln, vor allen aber die Kameen, unter Benutzung farbigen Hypostracums gegenüber dem weissen Ostracum. *Cassis cameo* dunkelbraun, *C. rufa* gelbrot, *Strombus gigas* rosenrot.

Digitized by Google

Als Halsbänder und Gürtel kommen noch in Betracht *Natica*, *Mammilla*, *Cerithium vertagus*, *Strombus floridus*, *Oliva carneola*, schwarze *Planaxis*, Stücke von *Cassis rufa* in der Südsee, auf Neuguinea *Nassa gibbulosa*, bis zum Peristom abgeschliffen, ähnlich *Struthiolaria*, die an Neuseeland ihre nächste Fundstelle hat, *Natica melanostoma*, *Oliva*, Deckel von *Turbo*, *Busycon* in Nordamerika. Die Malaien verwenden *Nassa*-Arten in Ohrringen, ähnlich *Terebellum subulatum* auf den Salomonen, auf Borneo werden Messingringe mit *Nassa callosa* verziert, *Cypraea aurantiaca* werden von den Damen auf Taheiti unter der Nase getragen. *Ovula ovum* dient den Malaien zur Verzierung der Trommeln,

Fig. 221.

Mann mit Diwarrahalskragen. Nach O. Schneider.

zum Schmuck der Schilde, wobei wohl die Pfeile zugleich leichter abgleiten, zur Verschönerung der Masken und Boote; letztere werden auf den Salomonen mit *Natica* verziert. *Ovula verrucosa* wird von Häuptlingen vor der Stirn getragen, *Ovula ovum* kennzeichnet die Häuptlingshütte, *Ovula angulosa* wurde in China gegen das Sandelholz der Neuen Hebriden eingetauscht. *Dolium melanostoma* ziert die Brust der Häuptlinge, ebenso geben *Solarium perspectivum* und *Terebra duplicata* Brustschmuck auf den Fidschi-Inseln, ähnlich *Cypraea aurantiaca*. *Ovula angulosa* und *Cypraea eburnea* liefern Arm- und Beinschmuck; grosse *Turbo* und *Conus millepunctatus* geben auf Neuguinea Ringe, aus dem bunten Peristom von *Strombus luhuanus* werden Halsbänder gemacht,

Digitized by Google

ebenso von *Cassis cornuta*. *Cypraea asellus* liefert die Augen der Götzen auf den Sandwichinseln. *Marginella monilis* dient als Schmuckgegenstand in Afrika, *Ampullaria* in Südamerika, namentlich gebrauchten sie früher die Indianerweiber.

Geräte. Wie das französische cuiller von cochlea sich herleitet, so werden jetzt die Löffel für das Reisgericht in Siam aus *Turbo marmoratus*, auf Java aus *Cymbium melo* gemacht; gelegentlich hat *Cypraea tigris* oder *Haliotis* ähnliche Verwendung. Die Riesenschale von *Megalatractus* sah Hedley an der Torresstrasse als Wassereimer benutzen, *Melo diadema* zum Ausschöpfen des Wassers in den Kanus auf Neuguinea. *Triton tritonis* gab auf den Liu-Kiu-Inseln einen sehr brauchbaren Teekessel, das Operculum als Deckel, der Sipho als Ausguss. *Fusus* diente auf den Shetlandinseln als Lampe. Aus *Mitra*, *Cerithium*, *Terebra* wurden auf den Bashuinseln durch Herausbrechen der Spindel und der Scheidewände Pfeifenköpfe hergestellt. *Terebra maculata* gibt auf den Admiralitätsinseln einen Bohrer ab, auf den Palauinseln, Karolinen und Neuguinea dient sie als Hacke zur Bodenbearbeitung.

Der alte Gebrauch der Schnecken als Trompete wurde bereits erwähnt. *Buccinum* kommt ja von bucca, nur dass in den Mittelmeerländern *Triton* das Signalhorn abgab, ähnlich *Tr. sauliae* in Japan, *Tr. variegatum* und *nobile* in Ost- und Westindien, ja in Brasilien und auf den Sandwichinseln; in Westindien soll selbst *Strombus gigas* so verwandt worden sein. Die Papuas gebrauchen *Cassis cornuta*, *Triton tritonis* und *Ranella lampas*. Im ostindischen Orchester figurieren *Cassis cornuta* als gemuka, *C. rufa* als barretuke, *Turbinellaa napus* als sankha und *Pterocera lambis* als bijaya.

Angelhaken werden aus *Cypraea arabica* oder aus *Trochus* und *Haliotis* geschnitten, wobei die Perlmutter gleich als Köder dient. Mit Cypraeen wurde Papyrus geglättet. v. Martens vermutet, dass *C. moneta* von den alten Griechen beim Scherbengericht verwendet wurde, ob mit Recht? Sonst dienen die verschiedensten Cypraeen, *Strombus luhuanus* in Nordaustralien, *Turbo argyrostoma* und *crenulatus* zum Beschweren der Netze.

Symbolische Verwendung s. o. Amerika Wampum. Indischer Jungferngürtel. Häuptlingswürde.

Brennen. Deckel von *Murex*, *Fasciolaria*, *Ampullaria* u. a. werden namentlich in Südasien zum Räuchern gebraucht, wohl um durch den miserablen Geruch die bösen Geister der Krankheiten zu vertreiben. Praktischer ist das Kalkbrennen von *Strombus* in Westindien, *Concholepas* in Chile, *Potamides telescopium* in Kalkutta. *Strombus gigas* wird ja zum guten Teile nach England importiert, um zermahlen bei der Porzellanfabrikation zu dienen. Nach G. Schneider liefern gebrannte Melanien auf Sumatra den Kalk zur Betelbereitung.

Digitized by Google

Noch mag hier angeschlossen werden, dass sich in *Haliotis* bisweilen schöne Perlen finden. Boutan hat vor einigen Jahren gezeigt, dass man die Schnecken künstlich zu ihrer Abscheidung zwingen kann, wenn man die Schale anbohrt, irgendwelche runden Körper durch die Löcher hindurchführt und zwischen Schale und Mantel, in einigem Abstand von der Schale, fixiert. Nachdem die Schalenlöcher mit Zement verschlossen worden sind, genügen einige Monate zur Bildung der Perlen.

Als Köder dienen *Buccinum*, *Patella* und in Nordamerika besonders *Ilyanassa* u. a.

E. Das System.

Das Historische siehe in der Einleitung dieses Bandes. Sicherlich sind wir noch weit entfernt, ein wirklich befriedigendes System der Vorderkiemer aufstellen zu können, d. h. ihre Phylogenie nachzurechnen, aus mehr als einem Grunde. Der wichtigste dürfte der sein, der die ganze Fragestellung ihrer Berechtigung nach in Zweifel zieht. Man kann darüber streiten, ob der Begriff der Vorderkiemer, als systematische Einheit genommen, überhaupt haltbar ist. Damit hätte man aber bereits an der üblichen Ableitung von einem hypothetischen Urmollusk anzufangen und die Diskussion der Prorhipidoglossen von neuem aufzunehmen. Es wird schwerlich etwas anderes übrig bleiben, als die einzelnen Organe darauf zu prüfen, wieviel sich von ihnen für die Systematik verwerten lässt. Und das soll in kurzen Zügen versucht werden. Einzelne Familien werden sich dabei als besonders wichtig herausstellen, wie sich ebenso ergeben wird, wo etwa künftige Untersuchungen am notwendigsten und verheissungsvollsten einzusetzen haben.

Die Prorhipidoglossen und die Atemwerkzeuge.

Alle künstlichen Konstruktionen der Urmollusks gehen von der Voraussetzung aus, dass das bilateral-symmetrische Tier am Ende Kiemen trug. Durch die Torsion sollen diese Organe nach vorn geraten sein, worauf der Name der Prosobranchien beruht. Nun zeigen aber Bouviers Untersuchungen, dass *Pleurotomaria*, die man als älteste Schnecke betrachtet, in einer noch lebenden Art eine echte *Helix*-Lunge besitzt, da nur im vorderen Teile des Atemraumes neben dem Mantelspalt Kiemen eingefügt sind. Der Gedanke, dass die Lunge nachträglich unter Wasser erworben wurde, scheint vollkommen ausgeschlossen. Also muss wohl die Lunge das Ursprüngliche gewesen sein, und die Tiere müssen vom Lande herstammen. Darauf weist ebenso *Valvata* hin, welche dieselben randständigen Kiemen besitzt, wenn auch nur die eine funktionsfähig geblieben ist; ihr Hermaphroditismus (s. u.) und ihre Verbreitung, in

Digitized by Google

nördlichster Lage unter dem Schwingungskreis, weist ihr einen altertümlichen Rang an. Dazu kommt das Atemorgan von *Patella*. Nicht nur, dass es zumeist während der Ebbezeit über der Wasserlinie gebraucht wird, es hat fast die Struktur einer Pulmonatenlunge, und man darf berechtigten Zweifel hegen, ob das, was man als rudimentäre Kiemen betrachtet, wirklich jemals zur Respiration gedient hat. Wer die Annahme machen will, wird sich gezwungen sehen, eine verwickelte Kette von Hypothesen herzustellen, die das Problem nur verwirren kann. Er müsste behaupten, das Tier habe seine ursprünglichen Kiemen eingebüsst und dafür die reiche Mantelrandkieme erworben, es habe aber ausserdem nachträglich in dem Atemraum ein Lungengefässnetz erworben, um auch die freie Luft ausnutzen zu können. Und das alles bei einer uralten Form, welche durchweg die oberste Zone des Litorals bevorzugt. Damit würde gleich der Anfang der Prosobranchienschöpfung so verwickelt, dass man auf jede Klärung verzichten müsste. Umgekehrt scheint die Annahme sehr einfach, welche als Vorläufer der Patellen kleine lungenatmende Napfschnecken betrachtet, welche, an den Meeresstrand geraten, kräftiger heranwuchsen, — die Seeschnecken übertreffen, im Durchschnitt genommen, die Landschnecken an Körpervolumen um ein beträchtliches — und damit ihre Atemorgane durch Gewinnung der Mantelrandfortsätze ergänzten. Die Acmaeenkieme hielt Haller für primär, Thiele für sekundär.

Eine gewisse Schwierigkeit machen Tiere, wie *Littorina* und *Pomatiopsis*, welche eine echte Kieme besitzen und doch zum Teil ganz ausserhalb des Wassers leben. Sie zeigen aber wohl nur, dass schon ihre Vorläufer sich allezeit in Gebieten höchster Luftfeuchtigkeit hielten, wo eine Kieme genau so gut freie Luft atmen kann, wie eine Lunge. Immerhin führen solche Vorkommnisse zu der Annahme, dass von Anfang an bereits bei terrestrischen Vorfahren Kiemen entstehen konnten, wenn nur ihre Aufenthaltsorte feucht genug waren, um ihnen zeitweilig, solange sie wach waren, jede Art der Respiration zu ermöglichen. Das aber scheint zu zeigen, dass man dem Atemorgane wenig systematischen Wert beilegen darf. Höchstens dürfte man die doppelte Kieme als Vorläufer der einfachen betrachten. Es geht nicht einmal an, den Besitz des Osphradiums als einer „fausse branchie“ als Kriterium der Vorderkiemer zu betrachten, denn *Testacella* hat die entsprechende Geruchsleiste in der Lungenhöhle. Die Einrichtungen aber, welche Landdeckelschnecken erworben haben, um dem Atemraum auch bei geschlossenem Operculum durch Ausschnitte im Peristom oder einem auf die Naht zurücklaufenden Kanal Luft zuzuführen — Pupinellen, *Opisthoporus*, *Spiraculum*, *Rhiostoma*, *Alycaeus*, *Cryptaulus* —, gehören zu den raffiniertesten Einrichtungen des Mantelrandes überhaupt. Dazu kommt, dass auch bei Kiemenschnecken die Siphobildungen keineswegs alle auf der gleichen Grundlage beruhen, vielmehr bei *Paludina*, *Ampul-*

Digitized by Google

laria und den Canaliferen aus verschiedenen Grenzbezirken der Kiemenhöhle hervorgegangen sind; sie können also nicht als alte Erwerbung aufgefasst werden, sondern sind von verschiedenen Ausgangspunkten abzuleiten. Für diese aber ergeben sich eben die Einrichtungen der Landdeckelschnecken von selbst, da sie physiologisch ohne weiteres verständlich sind. Die Einteilung in *Scutibranchia, Pectinibranchia* und *Neurobranchia* kann also keinesfalls den Sinn haben, dass damit eine fortlaufende Entwicklungsreihe bezeichnet würde. Eine weitere Überlegung wird daher dahin führen, die ersten Kiemen als randständige Organe anzusehen und das weitere Vordringen ihrer Basis in den Lungenraum als sekundären Vorgang zu nehmen.

Durch das Eindringen des Atemraumes von hinten her wird aber vermutlich die Spitze des Intestinalsackes und der Anfangsschale schon nach vorn ausgebuchtet, es entsteht die Anlage der exogastrischen Schale. Und damit komme ich zu der Schlussfolgerung, die uralten Bellerophonten, die unter dem Schwingungskreis auftauchen, nicht mehr nach Massgabe der Handbücher unter die Fissurelliden einzureihen, sondern als Formen mit exogastrischer Schale, und als die bilateralen wahren Prorhipidoglossen zu betrachten, wozu der Sattel ihrer Schale, welcher der vom Nackenlappen des *Nautilus* entstammenden dunklen Abscheidung entspricht, einen weiteren Beweis liefert. Bei den Fissurelliden zeigen Zwischenformen, wie *Emarginula*, die sekundäre Erwerbung der Symmetrie, bei den Bellerophonten fehlen die asymmetrischen Vorläufer durchaus, daher es auch nicht angängig, mindestens überflüssig ist, dergleichen anzunehmen. Dass auch bei ihnen erst nachträglich randständige Kiemen erworben wurden, scheint aus dem Schlitz hervorzugehen, den viele zeigen; seiner Länge dürfte das Kiemenareal des Atemraumes entsprechen.

Wenn man nun die alten Bezeichnungen *Cyclobranchia* für Docoglossen, *Aspido-* s. *Scutibranchia* mit der Gliederung in *Zygobranchia* und *Azygobranchia* für Rhipidoglossen, *Ctenobranchia* s. *Pectinibranchia* für das Gros der Monotocardien, *Nucleobranchia* für Heteropoden, *Neurobranchia* für die Landdeckelschnecken festhalten kann, so muss man sich doch bewusst bleiben, dass die Namen nur sehr bedingten Wert beanspruchen können. Vielleicht kann man Lindholm*) folgen, wenn er neuerdings die Valvaten zur Gruppe der *Pterobranchia* zu erheben vorschlägt.

Schale und Operculum.

Meiner Ansicht nach hat man übersehen, dass die Schale von *Patella* ihren Wirbel nach vorn gerichtet hat, dass sie auch in der Entwickelung keine Torsion durchmacht. Die Patellenschale hat das Stadium

*) W. A. Lindholm, Einige Bemerkungen über die Systematik der *Valvatidae*. Nachrchtsbl. d. d. Mal. Ges. XXXVIII. 1906.

Digitized by Google

der Prorhipidoglossen oder Amphigastropoden beibehalten. Damit werden, so viel ich sehe, alle Spekulationen hinfällig, welche die Asymmetrie des Schneckenkörpers irgendwie mit der Schale in Beziehung bringen wollen, wie Lang, Thiele u. a. Wir haben also nicht nur die Bellerophontiden, sondern auch die Docoglossen, wenigstens die Patellen unter ihnen, als Tiere mit exogastrischer, symmetrischer Schale aufzufassen, wobei die letzteren indes einen asymmetrischen Weichkörper haben, während er bei den ersteren symmetrisch war. Vielleicht kann man als Stammformen der Patellen die Conularien oder Hyolithen betrachten, zum mindesten kann man sie zu den alten Orthonychien in Beziehung setzen, die dann wieder in die Form der Capuliden übergehen, so dass diese schwerlich durch Verkümmerung einer echten Spira entstanden sind, sondern unmittelbar aus gestreckter oder trichterförmiger, nach der Drehung schwach asymmetrischer Gestalt sich ableiten. Die *Calyptraea-* oder *Capulus*-Form scheint uralt und selbständig erworben.

Alle übrigen haben eine typische Spira, die bei den Fissurelliden wieder zu nachträglicher Symmetrie übergeht. Fraglich bleibt es hier noch, ob wir den Schalenschlitz als ein ursprüngliches Merkmal gelten lassen müssen, wie die Lehrbücher wollen, oder ob die alte Spirale zunächst ohne Schlitz war. Es ist früher schon angeführt worden, dass man den Schalenschlitz bereits den Prorhipidoglossen an das Hinterende ankonstruiert hat. Dann müssten alle holostomen Gehäuse alle Schlitzreste, die zunächst sich in einem Schlitzband oder einem Längskiel erhielten, verwischt haben. Mir scheint diese verbreitete Anschauung falsch zu sein. Die erste Spiralschale war holostom, wie bei *Valvata*. Der Schlitz entstand erst bei weiterem Wachstum, um anfangs randständige Kiemen zu überdecken. Scissurellen, Pleurotomarien, Fissurellen, *Haliotis* müssen in diesem Sinne weiter abgeleitet und sekundär sein, als etwa *Valvata*. Auch ist wohl der Schlitz bei *Tenagodes-* s. *Siliquaria*-Arten, wenn auch auf gleicher Grundlage, vermutlich selbständig erworben. In direkte Linie kommen also die *Holostomata*, wenn es auch unklar bleibt, wieviele von ihnen etwa in einem Kiel noch ein geschlossenes, überbrücktes Schlitzband verbergen. In diesem Sinne machen u. a. die Heteropoden besondere Schwierigkeiten; hier ist wohl der hohe, dem letzten Umgange aufgesetzte Kiel in irgend einer Weise mit einem alten Schlitz in Verbindung zu bringen. Demgegenüber würden *Carinaria* und *Cardiapoda* als echte Holostomen erscheinen und könnten zum mindesten nicht unmittelbar von den Atlanten abgeleitet werden. Junge Carinarienschalen sind völlig holostom. Wie die Paläontologie zeigt, stellen die Siphonostomen einen ganz neuen Stamm dar. Ich habe darauf hingewiesen, dass die Landdeckelschnecken, speziell die Cyclophoriden im weiteren Sinne, in bezug auf ihre Peristomausschnitte (Pupinellen) und ihre Kanalbildung an der Naht (*Opisthoporus, Alycaeus* u. a.) eine mittlere Stellung einnehmen, sie würden, unter dem Einflusse der

Digitized by Google

Pendulation in äquatorialer Schwingungsphase untergetaucht, die Ausschnitte und die zu ihnen gehörigen Mantellappen im Meere zu längeren Siphonen auswachsen lassen. Gleichzeitig würden andere Fortsätze des Mantels, die bei der Rückbildung des Epipodiums sich am Peristom zu Tastern ausbildeten, Anlass geben zu neuen Ausladungen des Peristoms — Alaten, Strombiden, *Pteroceras* usw. Hier dürften die Melanien eine Art Übergangsgruppe bilden, und da mag man sich fragen, ob nicht ein gut Teil der von Gräfin Linden der Homöogenese zugeschriebenen Konvergenzerscheinungen gerade zwischen vielen Melanien und ganz anderen Gruppen (s. o.) auf wirklicher Verwandtschaft beruht.

Man könnte also recht wohl auf die Schalenform eine natürliche Gruppierung gründen, etwa so:

1. Schale und Tier symmetrisch: Bellerophontidae.
2. Schale symmetrisch, abgeflacht, exogastrisch: Patellidae.
3. Schale ähnlich, aber endogastrisch, schwach asymmetrisch: Capulidae.
4. Einfache Spiralschale: Holostomen, — Seitenzweig: Schalen mit Schlitz oder Schlitzband.
5. Schalen mit feinen Peristomausschnitten: manche Cyclophoriden.
6. Schale mit Siphoausguss oder -Verlängerung: Siphonostomen oder Canaliferen.

Diese Einteilung erscheint von grossem Vorteil, insofern als sie der natürlichen, von der Paläontologie gelehrten Entwickelung entspricht, wenn auch ein paar Unklarheiten bleiben, wie bei der eventuellen Herleitung der Turritelliden (oder Cerithiiden) von den paläozoischen Murchisoniiden. Immerhin halte ich sie für die sachgemässeste; Gruppe 1—4 umfasst die Formen des Palaeozoicums, von denen 1 bereits in diesem Zeitraume erlosch; Gruppe 6 taucht erst im Mesozoicum auf. Gruppe 5, welche die Übergänge enthält, bleibt insofern dunkel, als sie terrestrisch ist und damit geringe Aussichten hatte auf fossile Überlieferung. Hier muss eben, wie bei allen Landtieren, das rezente Material ausreichen, so gut wie bei den übrigen Organen. Man kann noch darauf hinweisen, dass nur in den älteren Gruppen 1—4 ein perlmutternes Hypostracum vorkommt; die jüngeren beruhen auf der Umwandlung des Mantels, und damit ist diese Form der Abscheidung mit ausgelöscht.

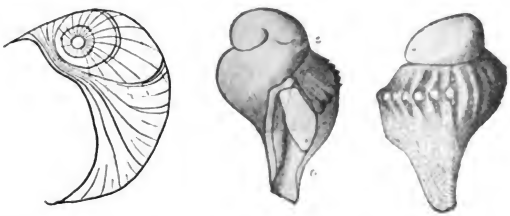
Innerhalb einer solchen Anordnung kann man wohl im einzelnen, bei den Familien, phylogenetische Reihen bilden nach den Gesetzen des organischen Wachsens, d. h. man kann die glattschaligen Formen vor die mit Knoten, Höckern und Längsleisten stellen. Doch scheint mir hier mehr Vorsicht am Platze, als jetzt im allgemeinen angenommen zu werden pflegt; unsere glattschaligen Paludinen stammen von gekielten ab, wie die Paläontologie ergiebt, oder haben doch mindestens lokal in

Digitized by Google

Slawonien ein solches Stadium durchlaufen, so gut, wie sie es zumeist jetzt noch bei uns tun; die junge Ampullarienschale trägt Dornen u. dergl. Hier können die äusseren Umstände auf biologischer Grundlage die gesetzmässige Entwickelung so weit beeinflussen, dass man einer konsequenten Anwendung des Prinzips für die Systematik möglichste Vorsicht entgegensetzen muss.

Damit kommen wir etwas in Gegensatz zur jüngeren, auf Hyatt sich gründenden amerikanischen Schule*), der sich, wenn auch bedingt,

Fig. 222.



a *b* *c*

Embryonalschalen von *Sycotypus canaliculatus*. *a* Jüngstes Stadium mit Zuwachs- und Strahlenlinien. *b*, *c* älteres Stadium in zwei Ansichten. Nach Grabau.

Kesteven**) angeschlossen hat. Grabau, O. Smith, Kesteven, Baker bei den Muriciden, legen besonderen Wert auf die ontogenetischen Stufen, welche sie nach dem biogenetischen Gesetz als phylogenetische betrachten, d. h. als die Schalen, welche ihre Vorläufer im erwachsenen Zustande trugen. Von *Fusus* ist bereits oben die Rede gewesen. Hier nehme ich das Allgemeine auf.

*) F. Grabau, Studies on Gasteropoda. Amer. Naturalist. XXXVI. 1902. S. 917—945.

— Dass., 2. *Fulgur* and *Sycotypus* Ibid. XXXVII. 1903. S. 515—539. Dazu die Phylogeny of *Fusus* (s. o.).

B. Smith, Phylogeny of the species of *Fulgur* with remark on an abnormal form of *Fulgur canaliculatus* and sexual dimorphism in *Fulgur carica*. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia. 1902. S. 505—507.

Dazu die oben zitierte Arbeit desselben Autors über *Volutilithes petrosus*.

A. Heilprin, The geological evidence of evolution. (Phylogenie von *Fulgur perversum* und *Strombus Leidyi*.)

J. Leidy, Remarks on the nature of organis seecies. Wagner Free Institute 1889. *Fulgur perversum*.

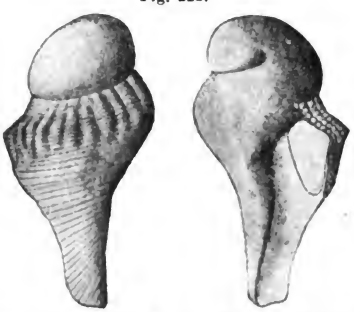
**) L. Kesteven. The protoconchs of certain Port Jackson Gasteropoda. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. XXVI fg. 1902 fg. (*Littorinacea*. The neanic shell of *Melo diadema* Lam. u. a

—, The anatomy of *Megalatractus*. Mem. Austr. Mus. Sydney. IV. 1902. Mir bisher nur aus Referaten bekannt.

Digitized by Google

Grabau bezeichnet den Schalenanfang der Mollusken als Protoconch, den der Gastropoden im speziellen als Protorteconch, wobei die spiralige Schneckenschale schlechthin Torteconch genannt wird. Der schwerfällige Ausdruck wird weiterhin vermieden. Die Protoconcha, wie ich lieber sage, ist sehr verschieden in der Form und im Abschluss, sie geht bald allmählich in die definitive Schale über, bald ist sie durch eine Schwiele deutlich begrenzt. Von Formen unterschied Dall bereits mehrere (Transact. Wagner Free Instit. III. 1890), die bulböse, trochoide, planorboide, pupoide. Die ersten Anfänge der Protoconcha sind (ausser bei ovoviviparen Formen wie Cymbiden) glatt und wie bei *Natica* gestaltet. Meist ist die erste Windung die kleinste und geht dann in grössere über; bisweilen ist sie aber auch geschwollen, wie bei *Fusus*, *Hemifusus*, *Fulgur* u. a. (Textfigg. 222 und 223). Die naticoide Proto-

Fig. 223.



Fulgur carica. Junge Schale aus der Eikapsel. Mit Längsleisten. Nach Grabau.

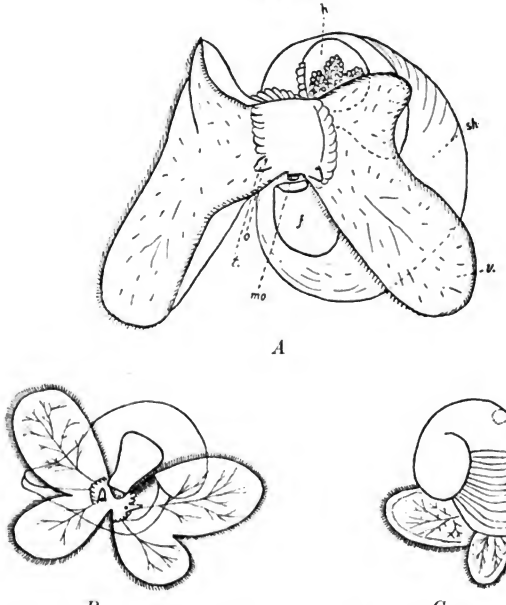
concha sieht Grabau als die ursprünglichste an, er nennt sie phylembryonisch. Sie ist anfangs genabelt. Bei der vollen Entwickelung des Velums wird der Umbilicus geschlossen. Solche starke Velarbildung kann bereits in der Eikapsel stattfinden und in ihr durchlaufen werden (Textfig. 224), so dass die junge Schnecke trotzdem ohne Velum ausschlüpft. Dann hat sie auch bereits das Stadium der Protoconcha hinter sich. Schon die *Straparollina remota* aus dem unteren Cambrium zeigt diese Protoconcha. Wahrscheinlich ging ihr die einfach kappenförmige Schale, wie bei unseren Patellen, voraus; sie wird anaphylembryonisch genannt. Im unteren Cambrium findet sie sich bei *Platyceras*, *Scenella*, *Stenotheca*.

Alle Ornamentierung der Protoconcha, in Quer- oder Längsrippen oder Kielen bestehend, beruht auf beschleunigter Entwickelung oder Tachygenese, d. h. auf Charakteren, die, in späteren Stadien erworben, auf die Embryonalschale hinaufrücken.

Digitized by Google

Alle langgestreckten Schalen, *Triton*, *Cerithium*, *Turritella*, *Fusus* u. a., bilden Septa in der Gehäusespitze, teils in der Protoconcha, teils auf die Torteoncha, die definitive Schale, übergreifend. Meiner Meinung nach handelt es sich hier um nichts anderes, als um dieselben Septa, die bei Melanien u. a., so gut wie bei langgestreckten Landschnecken, zur Dekollation führen. Und ich kann der Schlussfolgerung nicht beistimmen,

Fig. 221.



Sycotypus, zwei Embryonalstadien. *B* und *C* das ältere von der Bauch- und von der Rückenseite. *f* Fuss. *h* Herz. *mo* Mundöffnung. *o* Auge. *sh* Schale. *t* Tentakel. *v* Velum. Nach Grabau.

die Grabau auf Dalls Autorität hin (Blake Mollusca, S. 452) dieser Erscheinung beilegt, um zwei Gattungen von Volutiden zu trennen. *Scaphella* von Patagonien und *Volutopsis* von Alaska, nach der Pendulationstheorie recht wohl zusammengehörig, haben beide die grossen Eikapseln, die, von einer uhrglasförmigen Haut bedeckt, in Muschelschalen abgelegt werden. Beide erzeugen grosse Embryonen mit hyaliner Protoconcha von mehreren Windungen. Aber bei der einen wird bereits im Embryo der erste flache Umgang durch ein Septum abgeschlossen und, nachdem

Digitized by Google

in den übrigen Umgängen der Protoconcha Kalkablagerung eingetreten ist, abgeworfen, dekolliert. Der Schluss, der zulässig ist, dürfte darauf hinauslaufen, dass auch solche schlanken Formen ursprünglich von einer flachen Schale, wie sie für das *Prorhipidoglossum* angenommen wird, herstammen.

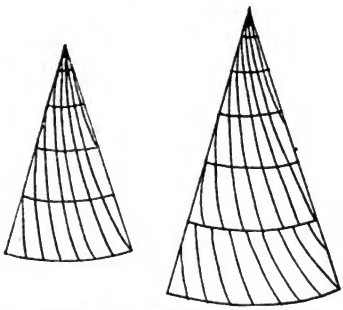
Ob in der Entwickelung der definitiven Schale zuerst Querrippen oder Längsleisten entstehen, ob die iterale oder continuale Skulptur nach Martens' Bezeichnung vorhergeht, lässt Grabau unentschieden. Das freie Auge sieht zuerst Querrippen, andererseits strahlen im Apex von *Sycotypus* bereits feine Linien aus, bevor die Kalkablagerung begonnen hat; sie stellen den Anfang der Längsleisten dar (Textfig. 222 *a*). Viele paläozoische Formen haben nur Längsleisten und gar keine Rippen, so *Cyclonema* und *Trochonema* (Textfig. 226). Bei *Holopea* werden die iteralen Strukturen erst auf den späteren Umgängen durch feine Undulationen der Längsleiste angezeigt. Die paläozoischen *Natica*-Arten haben glatte Schalen, an denen allmählich Rippen einsetzen; im Mesozoicum kommen dann die Längsleisten hinzu, die zur Gitterskulptur führen; ähnlich bei *Nerita* und *Neritopsis*. Dann treten Kiele hinzu, erst einer, später mehrere. Auf einseitiger Steigerung solcher Längsstrukturen beruht die Schale von *Trochus*, *Xenophora* u. s. w. Durch eine Knotenbildung am letzten Umgange neben der Sutur entsteht der melongenoide Typus; wieder anders *Cassis*, *Cypraea*, *Strombus*, *Clavilithes*. Der Siphokanal soll zuerst auftauchen bei *Subulites* und *Fusispira*, doch nur erst andeutungsweise. Die Schwielen und Stacheln in ihrem periodischen Auftreten und ihrer verschiedenen symmetrischen oder unregelmässigen Form sucht Grabau durch Mantelanhänge zu erklären, die allmählich oder plötzlich verschwinden oder sich neu bilden sollen. Leider beruhen diese Annahmen nur auf Betrachtung der Schale, nicht auf Beobachtung der Tiere, so dass sie nicht biologisch begründet sind. Gesetzmässigkeiten lassen sich indes auch an den Schalen ablesen. So kann man eine regelmässige Zunahme der krenulierten Stacheln mancher *Murices* ablesen; die unterste Schwiele, zunächst der Mündung, hat einen blätterigen Hauptstachel. Der zweitgrosse Stachel dieser Schwiele entspricht nach seiner Ausbildung dem Hauptstachel der zweiten, der drittgrösste dem Hauptstachel der dritten Schwiele nach der Spitze zu u. s. f., kurz es lässt sich neben dem periodischen Wachstum auch die gleichmässige Steigerung verfolgen.

Für die Spindelfalten gilt Dalls mechanische Erklärung, dass sie auf ein Mantelstück zurückzuführen sind, welches beim Rückzuge ins Haus sich auf einen zu engen Raum zu beschränken gezwungen wird und daher sich in Falten legt. Daher würde dieses Merkmal wenig systematischen Wert haben.

Digitized by Google

Phylogerontisch werden Formen, wenn sie Charaktere, die ihnen im erwachsenen Zustande nach Massgabe ihrer Familie oder Gattung zukämen, nicht mehr ausbilden. So gilt als allgemeines Gesetz, dass beim Wachstum die Rippen sich nicht in der Linie einer an die Spitze gelegten Tangente einstellen, sondern dahinter zurückbleiben. Bei manchen Scalarien zeigt sich individuelle Senilität darin, dass die Rippen

Fig. 225.



Links: Schema für die Verlangsamung des Wachstums zwischen zwei Varices. Rechts: Die Varices des letzten Umgangs sind gerontisch geworden. Nach Grabau.

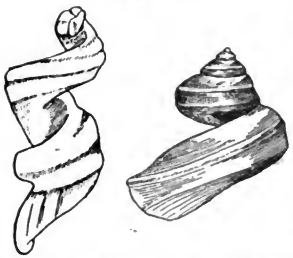
des letzten Umganges nicht mehr die des vorletzten fortsetzen, sondern hinter ihnen zurückbleiben (Textfig. 225). Als phylogerontisch bezeichnet Grabau diejenigen Arten, bei denen solche Diskontinuität sich nicht bloss auf den letzten Umgang beschränkt, sondern weiter auf die Spira übergreift. Bei *Fusus* verschwinden die Winkelung und alle Skulptur, die phylogerontischen Formen sind glatt; schliesslich greift der nächste Umgang nicht mehr scharf an den vorhergehenden an, und das Gehäuse wird genabelt. Zuletzt folgt bei solchen Formen Ablösung und mehr oder weniger unregelmässige Abrollung der Schale, wie bei *Vermetus*, oder schon in uralter Zeit bei *Platyceras*, *Lophospira helicteres*, *Trochonema vagrans* u. a. (Textfig. 226). Selbst solche Schalen, die wie *Fissurella*, regelmässig fortwachsen, aber einen spiral gewundenen Apex haben, werden zu den phylogerontischen gerechnet. Beispiele von Fusiden s. o.

Man kann sich fragen, inwieweit diese ganze Betrachtungsweise Berechtigung habe. Dass die erste Schale aus Conchin besteht und der Kalk erst sekundär hinzutritt, liegt in der Natur jeder Ontogenese; andererseits erfordert auch die Theorie, dass die erste Schale, mit der ein Turbellar seinen Rücken gegen das Austrocknen schützte, ein erhärtetes Schleimhäutchen war. Weiter darüber hinaus allgemeine Schlüsse für

Digitized by Google

das System zu ziehen, dürfte vermessen sein. Jede andere Ausgestaltung der Protoconcha kann auf sekundärer Anpassung des Embryos oder der Larve beruhen, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass es Arten gibt mit und ohne Protoconcha, wahrscheinlich in Anpassung an benthonische oder pelagische Lebensweise. Ebenso ist die Mündung der *Sinusigera* sicher ein Merkmal, welches die Larve selbständig erworben und nicht durch Tachygenesis von erwachsenen übernommen hat. Ebensowenig braucht eine regelmässig weiter wachsende Fissurellenschale, die nur ihre Wachstumrichtung geändert hat, phylogerontisch zu sein. Die Paläontologie zeigt, dass viele solche Formen seit uralter Zeit sich erhalten haben; für sie bleibt der phylogerontische Zustand jedenfalls ohne Belang, daher bei ihnen der Begriff hinfällig wird. Wohl aber muss man die Ableitungen der amerikanischen Paläontologenschule innerhalb engerer Gruppen, wie der Fusiden, gelten lassen.

Fig. 226.



Gerontische Schalen aus dem Paläozoicum. Links: *Lophospira helicteres*. Rechts: *Trochonema vagrans*. Nach Grabau (Ulrich).

Das Operculum wird zumeist, und mit Recht, nur in zweiter Linie für die Systematik verwendet, schon aus Rücksicht auf die Praxis, da es den leeren Gehäusen meist fehlt. Die von mir vertretene Auffassung, (s. o.), wonach der Deckel auf das Clausilium zurückgeht und die Verbindung mit der Fussmuskulatur erst sekundär eingetreten ist, verbindet die Prosobranchien aufs innigste mit den Pulmonaten. Wie aber das Schwanzende, welches das Operculum trägt, zunächst durchaus bilateral symmetrisch gebaut ist, so wird der Deckel zunächst auch, sobald er einigermassen von der Schale abrückt, zweiseitig symmetrisch, und der Griff, der bei *Neritina* in die Muskulatur eindringt, wird zu einer medianen Leiste. Solche symmetrisch gebaute Opercula, wie bei *Jeffreysia* oder der *Dolium*-Larve, könnte man als primitiv auffassen, wenn sich entscheiden liesse, wie sich im einzelnen Falle die Verbindung mit der Schale stellt, ob sie das Übergewicht hat oder die Insertion der Deckelmuskeln. Man wird vorläufig das Operculum für die Systematik in den Hintergrund stellen müssen. Allerdings ist darauf hinzuweisen, dass es seine höchste Ausbildung und grösste Mannigfaltigkeit bei den Landformen erreicht, was diesen wieder ein Übergewicht gibt.

Das Epipodium.

Von manchen Seiten wird das Epipodium mit seinen Anhängen als uraltes Erbteil der Prosobranchien schlechthin angesehen. Schon der

Digitized by Google

Umstand, dass es Bouvier bei *Pleurotomaria Beyrichi* vermisst, muss zur Vorsicht mahnen, ebenso der Mangel bei den Capuliden. Wie mir scheint, ist es unmöglich, die Gastropoden einheitlich auf eine Urform mit oder ohne Epipodium zurückzuführen. Vielmehr liegt es nahe, von verwandten Gruppen, nämlich Turbellarien ohne und Gastrotrichen mit metamer angeordneten Borstenbündeln auszugehen; die ersten würden Gastropoden ohne, die zweiten solche mit Epipodium liefern. Wie aber schon bei den Gastrotrichen die Anlage sehr ungleich entwickelt und vielfach ganz verwischt ist, so sehen wir innerhalb der Vorderkiemer sporadisch allerlei Epipodialreste verteilt, wenn auch die vollkommene Ausbildung nur bei Diotocardien auftritt. Die starke Entwickelung bei *Haliotis* deutet auf einen Seitenzweig. Völlig zu verschwinden scheint die Falte allmählich bei den Landformen, da das Landleben keine überflüssigen, dem Austrocknen unterworfenen Anhänge duldet, nur von *Cataulus* gibt sie Digby*) an. Damit stimmt es überein, dass die Siphonostomen, die ich davon ableite, sie auch nicht haben. Man wird dem Epipodium daher keinen höheren taxonomischen Wert zusprechen, als dass seine Anwesenheit durchweg grössere Altertümlichkeit andeutet, während sein Fehlen gar keinen Schluss zulässt.

Der Mantelrand.

Hier lassen sich wohl folgende Stufen aufstellen, die sich nur zum Teil an die Schalenformen anschliessen:

1. Mantelrand fortlaufend, geschlossen: Docoglossen, Trochiden, Turbiniden u. verw., *Holostomata*, die meisten Cyclophoriden, Cyclostomiden.

   Darunter ergibt der Besatz mit Tentakeln und Kiemen zwei Untergruppen, die Cyclobranchen mit, die anderen ohne solchen Besatz.
2. Mantelrand mit Schlitz, dabei zum Teil wieder mit vereinzelten Tentakeln: viele Bellerophontiden und Rhipidoglossen.
3. Mantelrand gefranst oder mit Ausladungen, bald nur als Siphonen am Vorder- und Hinterende, bald im ganzen Umfange: Melaniiden, Siphonostomen, Alaten.
4. Mantelrand verbreitert, auf die Schale hinaufgeschlagen, bald mit, bald ohne Tentakelbesatz, Halbnacktschnecken: Cypraeen, manche Lamellariiden.
5. Mantel vollkommen über der Schale geschlossen, echte Nacktschnecken: manche Lamellariiden, *Titiscania*, letztere wohl ohne jeden Schalenrest.

*) L. Digby, Preliminary note on the anatomy of the genus *Cataulus*. Proceed. mal. soc. London V. 1903. S. 261.

Digitized by Google

Auch hier durchkreuzen die einzelnen Stufen jeden natürlichen Zusammenhang.

Die Muskulatur.

Die Schale wird im allgemeinen durch den Columellaris befestigt. Doch wird erst die Entwickelungsgeschichte entscheiden müssen, ob von der Spindel verdrängte Haftmuskeln, wie der stärkste bei *Haliotis*, oder die beiden bei den Neritiden aus dem Spindelmuskel hervorgegangen oder Neuerwerbungen sind. *Haliotis* hat ausserdem schwache Haftmuskeln gegen den Schalenrand hin. Sie sind bestimmt sekundäre Erzeugnisse. Das gleiche muss wohl von dem hufeisenförmigen Haftmuskel der Fissurelliden und Docoglossen gelten; nur ist er bei den Fissurellen einheitlich, bei den Patellen in Bündel zerlegt, und bei den ältesten — *Tryblidium* — waren sie durch beträchtliche Abstände voneinander getrennt. Die Patellen haben den eigentlichen Spindelmuskel, der bei der Larve noch durch die Haftstelle des Intestinalsackes angedeutet ist, sicher verloren. Man könnte somit den Spindelmuskel als Zeichen normaler Entwickelungsrichtung, alle sekundären Haftmuskeln aber als Eigentümlichkeit niedrig stehender Formen betrachten. Die Bezeichnung als phylogerontisch ist wohl hier, wie in den meisten Fällen, zurückzuweisen, da *Haliotis* erst eine jung aufgeblühte Form ist.

Alle Besonderheiten der Fussmuskulatur sind am einfachsten als Erwerbungen des Landlebens zu betrachten, mit wenigen Ausnahmen. Diese dürften sein: die Wasserschwellung, die Kielflosse der Heteropoden und die Verwendung allein der Cilien zur Lokomotion bei den Caeciden; die letztere hat wohl gar keinen taxonomischen Wert, sondern fällt unter den rein biologischen Faktor der Körpergrösse. Längs- und Querteilungen erscheinen als Einrichtungen zur Überwindung der Körperlast auf dem Lande. Somit dürfte sowohl der Springfuss der Strombiden als die Gliederung zum mindesten der Atlantiden unter den Heteropoden auf terrestrischen Ursprung zurückgehen. Leider stellt sich einer systematischen Verwertung der Einzelheiten wieder die klaffende Lücke unserer Kenntnisse bei den meisten Landformen hindernd in den Weg.

Das Nervensystem.

Die morphologische Systematik hat sich mehrere Jahrzehnte lang mit Vorliebe des Nervensystems bemächtigt, in der Erwartung, hier die klarsten Aufschlüsse zu erhalten. Der Streit über die selbständige Entstehung der pleuralen Teile (Garstang) oder ihre Ableitung von den pedalen Strängen der Würmer kommt hier nicht in Frage, ebensowenig v. Jherings Trennung der Gastropoden in zwei gesonderte Züge, die Cochlides und die Ichnopoden. Aber auch die Einteilung der Cochlides, d. h. der Prosobranchien, in die drei Ordnungen der Chiastoneuren,

Digitized by Google

Orthoneuren und Heteropoden ist hinfällig geworden; wir leiten die Orthoneuren von Chiastoneuren ab und wissen jetzt, dass die Chiastoneurie auch bei altertümlichen Pulmonaten vorkommt (bei *Chilina* nach Plate). Bouvier hat schon 1892 auf die prinzipielle Übereinstimmung von Prosobranchien, Opisthobranchien und Pulmonaten hingewiesen. Auch Lacaze-Duthier's Einteilung hat keinen Beifall gefunden, wenn er die Vorderkiemer oder Strepsineuren nach den Pleuralganglien und zwar je nach der Lage neben den Cerebral- oder neben den Pedalganglien in Aponotoneuren und Epipodoneuren zerlegen wollte.

Ich glaube, die Grundfrage, um die sich's handelt, läuft darauf hinaus, ob die Dezentralisation oder Konzentration der Nervenzentren als Massstab der Organisationshöhe genommen, und ob eine systematische Einteilung darauf gegründet werden kann. In erste Linie kann man die Beschaffenheit der Pedalganglien stellen, ob sie noch Markstränge sind, oder sich zu kompakten Nervenknoten zusammengezogen haben. Sodann kann die Sublingualkommissur herangeholt werden, weiter die sekundären Verbindungen zwischen den Ganglien, bzw. die Scheidung in Dialyneure und Zygoneure im Sinne Bouviers, endlich die Verschmelzung der Ganglien untereinander. Bereits ein Blick auf das System, das Bouvier aufstellt, zeigt die Unabhängigkeit von den übrigen Verwandtschaftsbeziehungen im einzelnen. Nur im allgemeinen erscheinen die Zygoneuren als höchste Stufe. Hallers Einteilung der Taenioglossen in Archi- und Neotaeniglossen würde für eine grosse Reihe einen bestimmten Anhaltspunkt geben, wenn das Prinzip, nach dem er sie aufstellt, lückenlos durchzuführen wäre. In den Neotaenioglossen läuft die Trennung in longicommissurate und brevicommissurate auf die gleiche Betonung der Tendenz zur Concentration hinaus.

Jedenfalls ist wohl die Beschaffenheit der Pedalganglien als Markstränge eines der besten Kennzeichen primitiven Baues, und hierin scheinen die Diotocardien ausnahmslos übereinzustimmen. Unter den Monotocardien haben die Paludiniden sowie Cyclophoriden und Cypraeiden den gleichen Bau. Doch darf man unter den letzteren wohl nur die Paludiniden ausnahmslos so fassen. Für die Cypraeiden hat Bouvier gezeigt, dass die kleine *Trivia* die Pedalstränge zu Knoten verkürzt hat, nebenbei die Form, die unter dem Schwingungskreis am weitesten nach Norden reicht, also die vorgeschrittenste. Für die Cyclophoriden dürfte schwerlich eine Einheit bestehen, da kaum mehr als der hundertste Teil untersucht ist. *Cataulus* hat nach Digbys Angabe allerdings noch das Nervencentrum der Rhipidoglossen.

Eine Form, bei der man ein aufgelöstes Nervensystem mit pedalen Marksträngen erwarten sollte, ist *Valvata* mit ihren primitiven Zügen. Gleichwohl treffen wir gerade hier einen stark verkürzten Schlundring mit verschmolzenen Ganglien. Der Grad der Verschmelzung aber der einzelnen Ganglien untereinander ist noch kaum als Einteilungsgrad ge-

Digitized by Google

nommen worden, auf keinen Fall reicht er über die Familie hinaus.

So finden wir beim Nervensystem als phyletisches Entwickelungsgesetz zwar die Tendenz zur Concentration des Schlundringes. Aber es geht nicht, darauf eine Einteilung gründen zu wollen. Die Tendenz kommt in den einzelnen Gruppen immer wieder zum Ausdruck und führt in ihnen keineswegs zu kongruenten Resultaten.

Die Verdauungswerkzeuge.

Rüssel- und Raspelbildung sind viel als Einteilungsgrund benutzt worden. Man kann weiter gehen und den ganzen Vorderdarm dazu nehmen. Es lassen sich alle möglichen alten und und neuen Züge herausfinden, aber wieder ohne durchgreifende Konsequenz. Die anfängliche Schnauze geht mit allen Übergängen in den Rüssel über, so dass man zwischen Rostriferen und Proboscidiferen keine scharfe Grenze setzen kann. Aber man findet auch keine fortlaufende Reihe, und die ausgeprägtesten Rüssel scheinen doch untereinander wieder recht verschieden, insofern der Ösophagus in ihnen bald geradegestreckt verläuft und der dorsalen Rüsselwand fest angeheftet ist, bald sich in Windungen schlängelt. Wenn man in der Radula meist der Troschel'schen Einteilung folgt und Rhipidoglossen, Docoglossen, Taenioglossen, Ptenoglossen, Rhachi- und Toxoglossen unterscheidet, letztere auch wohl als Stenoglossen zusammenfasst, so kann man doch darauf hinweisen, dass andere, wie Gray und Mörch, mit Recht noch mehr Gruppen aufgestellt haben; denn Formen wie *Cassidaria* oder *Admeta* wollen sich mit ihrer Radula nirgends recht einfügen, so wenig wie *Jeffreysia* und manche Lamellariiden, bei denen die Zähne beider Raspelhälften sägeartig ineinandergreifen. Im allgemeinen wohl lässt sich erkennen, dass anfangs eine sehr grosse Anzahl von Zähnen in einer Querreihe steht, die sich allmählich immer mehr reduziert. Aber die grösste Zahl liegt doch nicht bei den Rhipodoglossen, sondern bei Pulmonaten, bei denen sich noch dazu mit dem höchsten Numerus ein hohes Gleichmass verbindet, wie bei *Ostracolethe*. Das Rhipidoglossengebiss erscheint bereits hochgradig in seinen Einzelheiten differenziert. Andererseits enthalten die Pleurotomarien Andeutungen, dass die pinselartig beborsteten Zähne ursprünglich auf noch einfachere, wahrscheinlich einzelnen Zellen entstammende Elemente zurückgehen, aus denen sie verschmolzen sind. Das führt dann auf die die Hautstacheln der Amphineuren zurück, die aus je einer Zelle hervorgehen, und ich habe auf diese Eigenheit für die Pleurotomarien die Gruppe der Hystrichoglossen begründet. Doch zeigt sich sofort wieder, dass die gleichen Andeutungen in dem so spezialisierten Gebiss der Docoglossen wiederkehren. Streng genommen könnte man also die Hystrichoglossen gar nicht für eine bestimmte Gruppe des bekannten Materiales gelten lassen, sondern müsste sie für eine hypothetische Urform nehmen,

Digitized by Google

in der beliebten Weise der Stammbäume, die für die Praxis nichts leistet. Für die Verschmälerung der Radula und die Reduktion der Zahnreihen lassen sich manche Beispiele anführen; ein recht bezeichnendes wurde kürzlich für die Caeciden festgestellt. Bei den bekannten Gattungen *Caecum, Strebloceras, Parastrophia, Watsonia, Brochina* und *Mejoceras* herrscht die Zahnformel 2 — 1 — 2, das neue Genus *Pseudoparastrophia* gründet Distaso*) in erster Linie auf die reduzierte Formel 1 — 1 — 1. Damit würde es aber nicht nur aus der Familie, die zu den Taenioglossen gehört, heraustreten, sondern eben auch aus der Unterordnung, um in die der Rhachiglossen überzugehen. Es ist klar, dass eine solche Umstellung vollkommen unnatürlich wäre, woraus dann die Unzulänglichkeit der Radula für die Klassifikation ohne weiteres folgt. Schliesslich möchte ich noch darauf hinweisen, dass das Ptenoglossengebiss vollkommen mit dem der sogenannten Testacelliden übereinstimmt. Diese aber umfassen bisher eine grosse Reihe von Formen, die sich von den verschiedensten Pulmonatengruppen durch Übergang zur Raubtiernahrung abgezweigt haben. Ihnen hätten sich jetzt die Scaliden s. Scalariiden und die Janthiniden anzuschliessen, womit der Zusammenhang der Vorderkiemer schlechthin gesprengt wäre.

Damit stimmt aber der Besitz der überzähligen vorderen Speicheldrüsen, die nicht in die Bukkalmasse, sondern vorn neben dem Munde sich öffnen; sie sind nirgends so entwickelt, als in den Simroth'schen Drüsen des altertümlichen testacelliden Stylommatophors *Atopos*.

Die typischen Speicheldrüsen sind bei den Docoglossen noch am wenigsten scharf umgrenzt. Umgekehrt differenzieren sie sich innerhalb der jüngeren Kolonne am stärksten in den Säuredrüsen der Tritoniiden und Doliiden, ohne dass doch eine solche Weiterbildung einen breiteren Raum einnähme.

Schlundsäcke sind bloss unter den alten Vorderkiemern verbreitet, ebenso das Spiralcökum und wohl auch der Krystallstiel, wenn er sich sporadisch noch weiter erhält. Die Organe scheinen sich namentlich bei den verschiedensten Tanganyikaschnecken am längsten erhalten zu haben. Ein langer Dünn- und Enddarm, wiewohl sekundär im Anschluss an die Algenernährung im Litoral erworben, beschränkt sich auf altertümliche Schnecken.

Herz und Nephridien.

Die beiden Gruppen der Diotocardien und Monotocardien entsprechen im grossen den auf die Kieme begründeten Abteilungen der Scutibranchien und Pectinibranchien. Für die Gliederung der letzteren allerdings liegt noch kein Versuch einer weiteren Benutzung der immer-

*) A. Distaso, Contributo alla conoscenza della famiglia dei Caecidae. Zool. Jahrb. Abtlg. f. System. XXII. 1905.

Digitized by Google

hin, bei *Ampullaria* z. B., nicht unbeträchtlichen Verschiedenheiten vor. Bernard kommt auf Grund dieser Organe nur dazu, innerhalb der Rhipidoglossen die Differenzen beider Nephridien, sowie die einseitige Ausbildung bei den Neriten heranzuziehen, so dass folgende Übersicht entsteht:

A. Diotocardien = Scutibranchen = Aspidobranchen = Rhipidoglossen.
   1. Homonephridier: Fissurelliden.
   2. Heteronephridier: Trochiden, Turboniden, Haliotiden usw.
   3. Mononephridier (= Orthoneuroiden): Neritiden.

B. Heterocardien = Cyclobranchen = Docoglossen.
   Patelliden, Tecturiden, Lepetiden.

C. Monotocardien = Pectinibranchen.

Unter ihnen hat *Cypraea* nach Hallers Entdeckung noch den Rest einer zweiten Vorkammer.

Wiederum fehlt eine genügende Berücksichtigung der Landformen.

Neuerdings hat Spillmann (l, c.) an dem Herzen der niederen Formen tiefergreifende Unterschiede, für Docoglossen und *Neritina* aber Annäherung an die Rhipidoglossen in Bezug auf Reste einer zweiten Vorkammer nachgewiesen. Doch genügen die Tatsachen zur Verwertung im System nicht.

Die Rhipidoglossen, deren Herzkammer durchweg vom Enddarm durchbohrt ist, verschliessen ihre beiden Vorhöfe gegen die Herzkammer durch Lamellenklappen; bei den Docoglossen wird der eine noch vorhandene Vorhof dagegen durch eine Röhrenklappe abgeschlossen. Die Herzkammer der Rhipidoglossen zeigt konstant eine dreifache Schichtung ihrer massigen Muskulatur. Zu äusserst gegen das Pericard liegt eine Ringmuskelschicht, dann folgt eine Lage Längsmuskeln, und innerhalb dieser Muskelzüge, die das Herzlumen quer durchziehen. Bei den Docoglossen fehlen der Kammer, die vom Enddarm nicht mehr durchbohrt ist, die Ringmuskeln, nur die beiden anderen Kategorien sind vorhanden. Dabei zeigt die Kammerwand an einer Stelle den dünnen, muskelarmen Bau, der sonst der Vorkammer zukommt; und die Lage dieser Stelle spricht dafür, dass es sich um den Rest des rechten Vorhofs handelt, der hier nur noch weniger hervortritt, als bei *Cypraea*.

Bei den Rhipidoglossen tritt aus dem Pericard unmittelbar die Aorta heraus, die sich baldigst gabelt, bei den Docoglossen bildet sich indes ein der histologischen Structur nach zum Herzen gehöriger Bulbus arteriosus, der immer ausserhalb des Pericards liegt.

Neritina bildet einen direkten Übergang mit Bezug auf die Herzverhältnisse der Rhipidoglossen zu denjenigen der Docoglossen, indem wir sie als eine Docoglossenform mit durchbohrter Herzkammer oder aber als Rhipidoglossenform mit Docoglossen-(*Acmaea*)Kieme und röhren-

Digitized by Google

förmiger Docoglossenherzklappe bezeichnen können und mit excentrischer Lage des Darmes innerhalb der Herzkammer. Die Durchbohrung der Kammer ist in Wahrheit eine Umwachsung des Darmes von seiten der beiden Cölomblasen, aus der man sich nach Langs Trophocöltheorie die verschiedenen Stadien leicht ableiten kann. Die Muskulatur des Herzens ist durchweg quergestreift, ausschliesslich des Bulbus arteriosus.

Sinneswerkzeuge.

Versuche, die Sinne zur Begründung eines Systems heranzuziehen, liegen noch wenig vor, während doch die Pulmonaten nach ihrer Augenstellung in zwei Gruppen zerlegt werden. Die hohe Plastizität dieser Organe wäre vielleicht verlockend, wenn nicht gerade damit häufige Rückbildung zusammenhinge.

Tastwerkzeuge. Die verschiedenen Tentakel können, unbeschadet ihrer in das Gebiet der chemischen Sinne fallenden Nebenfunktionen, vielleicht die Entwickelungsrichtungen andeuten. Freilich bleibt es unklar, wieweit von Anfang an ausser zwei typischen Fühlern noch epipodiale Anhänge da waren, ebenso, ob bei der Existenz einer epipodialen Anlage die beiden Fühler selbständig existierten oder aus ihr hervorgingen. Jedenfalls hat das Epipodium als alt zu gelten und kann in allerlei Resten sporadisch weit verfolgt werden, vermutlich aber nicht bis in die jüngere Kolonne der Siphonostomen hinein.

Eine andere Gruppe von Tastorganen bildet sich am Mantelrande aus, wie es scheint, zweimal, unabhängig voneinander, zunächst bei den Docoglossen oder Cyclobranchen, dann bei den Siphonostomen. Hier bildet der Sipho, unter Umständen noch mit Anhängen, ebensogut ein empfindliches Gefühlswerkzeug wie die Mantelfortsätze der Alten, *Pteroceras* usw. Die zweite Gruppe geht wohl auf Landformen, wie die Pupinellen, zurück, und die Melaniiden mit ihrem gefransten Mantelrande bilden eine Mittelstufe.

Die Gestalt der typischen Tentakel geht wohl auf zwei Elemente zurück, auf die Fühlergeissel, die möglicherweise zum Epipodium gehört, und auf den Augenträger. An drei Stellen ist der letztere der einzige Vertreter, bei den Cyclostomiden, Assimineen und Terebriden; die einen stellen auf dem Lande, die anderen im Meere die Spitze des Stammbaumes dar. Umgekehrt ist die Fühlergeissel das einzige Element bei allen jenen Formen, bei denen die Augen am Grunde der Fühler liegen, im Integument schlechthin. Bei manchen altertümlichen Rhipidoglossen existieren beide Elemente unabhängig nebeneinander. Das zusammen gibt schon eine Reichhaltigkeit, die sich wenigstens kaum in fortlaufender Linie verwerten lässt. Sie nimmt zu bei Berücksichtigung der Form der Tentakel, geöhrt bei Odostomien u. dergl.

Das Auge lässt sich nach zwei Richtungen hin heranziehen, in bezug auf die Morphologie und auf die Stellung. Docoglossen und die

Digitized by Google

meisten Rhipidoglossen haben den offenen Augenbecher, die übrigen den geschlossenen Bulbus, wobei das Cylinderauge der Heteropoden mit einer absonderlichen Retina einen Seitenzweig bildet. Rückbildungen treten sporadisch auf. Für die Stellung des Auges im ebenen Integument, und zwar wieder nach innen oder aussen von der Fühlerbasis, oder auf Augenträgern von verschiedener Höhe, die mit den Tentakeln in verschieden innige Beziehung treten können, gilt dasselbe, was bei den Tentakeln eben angeführt wurde (s. o.). Vielleicht wäre es vorteilhaft, die drei Stufen der Morphologie als Unterlage für drei grössere Gruppen zu benutzen, doch würde weniger Einheitlichkeit herauskommen als bei den Pulmonaten (vergl. S. 1049 und 1051).

Die Statocyste hat v. Jhering einmal taxonomisch heranziehen wollen, je nachdem sie einen Otolithen oder viele Otokonien enthält. Der Versuch hat indes kein durchgreifendes Ergebnis gehabt.

Für den Geschmack findet sich wohl nur bei den niedersten Formen eine lokalisierte Anlage als Rest eines Subradularorganes. Die Angaben sind für brauchbare Verwertung viel zu unbestimmt.

Geruchswerkzeuge liessen vielleicht eine vorzügliche Einteilung zu, je nachdem ein Tentakelknopf die Wahrnehmung vermittelt — Cyclostomaceen —, oder eine Sinnesleiste im Gebiete der Mantelhöhle, ein Osphradium. Freilich sind innerhalb der Diotocardien die Differenzierungen noch gering, insofern sich die Sinnesepithelien unmittelbar an die Kieme anschliessen, ähnlich bei *Valvata*, die damit wieder an tiefe Stelle rückt. Innerhalb der Monotocardien zeigt sich eine reichere Entwickelung. Das Osphradium ist fadenförmig bei den Rostriferen und holostomen Proboscidiferen. Doch beginnt die Oberfläche bei manchen Strombiden und Cerithiiden bereits blätterig zu werden. Es wird doppelt gekämmt, bleibt aber noch mässig bei den Semiproboscidiferen, doppelt gekämmt und stark entwickelt bei siphonostomen Proboscidiferen, Toxoglossen und Rhachiglossen (Bernard, Bouvier). *Faludina* ist durch Einstülpungen charakterisiert, die an das Lacazesche Organ der Basommatophoren erinnern; beiden hat man wohl auch die Heteropoden anzureihen. Taenioglossen und Rhachiglossen lassen sich ausserdem durch die Differenzierung der Blätter unterscheiden, insofern als bei den ersteren Nerven- und Blutbezirke lokalisiert sind. Cypraeen und Toxoglossen stellen sich wieder abseits. Die Naticiden will Bernard in bezug auf das Osphradium als reine Übergangsformen zwischen Rostriferen und Proboscidiferen betrachten. Die grosse Gruppe der Cyclophoriden bleibt bisher leider unberücksichtigt.

Somit kommen wir auch bei den Sinneswerkzeugen zu demselben Schluss, wie bei den anderen Organen. Tentakel, Auge, Geruchswerkzeuge zeigen eine allgemeine Tendenz zur Spezialisierung, allerdings in dem Sinne, dass sie sich nur im Osphradium in reicherer Gliederung

Digitized by Google

ausdrückt. Es bleibt aber schwierig, irgendwelche grundlegenden Scheidungen danach vorzunehmen.

Die Geschlechtswerkzeuge.

Wenn Conklin bei *Crepidula* vereinzelt Spuren von Zwitterbildung findet, so denkt er an beginnenden Hermaphroditismus, im Anschluss an eine verbreitete Meinung. Ihr muss, wie ich glaube, vom Standpunkte des Systemes aus, scharf widersprochen werden. Die typischen Zwitter unter den Vorderkiemern, *Valvata*, *Cocculina*, manche Lamellariiden gehören nicht zu den höheren Formen, sondern zum alten Stock; ebenso aber die gelegentlichen, wie Docoglossen, *Crepidula*, *Ampullaria*. Dass die Erscheinung vermutlich viel weiter verbreitet ist, habe ich oben zu begründen versucht. Man wird also mit einiger Sicherheit die Diöcie als innerhalb der Vorderkiemer erworben zu betrachten haben und diese um so leichter an die Verhältnisse der übrigen Gastropoden, die durchweg Zwitter sind, angliedern. Trotzdem tritt der Hermaphroditismus, ausser bei den Valvatiden, so sporadisch auf, dass man ihn nicht als wesentliches Merkmal für das System verwenden darf.

Inwiefern sich die Ausmündung der Gonade, durch die Niere oder durch besondere Genitalgänge, verwerten lässt, ist schwer zu entscheiden, weil die Frage, ob diese Geschlechtswege auf die eine Niere zurückgehen, meiner Meinung nach noch nicht spruchreif ist. Auf jeden Fall würden die Neritinen mit doppeltem weiblichen Porus eine Sonderstellung beanspruchen.

Einen interessanten Versuch, das System auf die Fortpflanzung, ja auf das Keimplasma unmittelbar zu gründen, hat jüngst Retzius*) unternommen. Das Ei zeigt zu geringe Formdifferenzen, als dass man bei ihm einsetzen könnte, wohl anders das Spermatozoon. Ihm wendet sich Retzius zu. Nebenher hat er auch die atypischen, wurmförmigen untersucht, ohne ihnen neue Gesichtspunkte abzugewinnen.

Die typischen Zoospermien (LXIII) werden in vier Gruppen geteilt:

1. Die Protospermia haben einen runden, ovalen oder mehr konischen Kopf mit Spitzenstück. Das Nebenkernorgan besteht aus vier oder fünf kugeligen Körnern, welche in einem regelmässigen Kreis um die Verbindungsstelle von Kopf und Schwanz liegen. Der Schwanz ist fadenförmig und hat kein weiteres Verbindungsstück, sondern eine sich um den Achsenfaden eng anlegende dünne Hülle, welche das Endstück frei lässt. Am vorderen Ende des Schwanzes findet sich ein Zentralkörperkörnchen, das den Ansatz am hinteren Kopfende vermittelt. Diese Protospermien gleichen denen den Amphineuren, Lamellibranchien, Polychaeten und Nemertinen.

*) G. Retzius, Die Spermien der Gastropoden. Mit 12 Tafeln. Biolog. Untersuchungen. N. F. XIII. 1. 1906.

Digitized by Google

Unter den Schnecken beschränken sie sich auf die Diotocardien und zwar Docoglossen — *Patella* — so gut wie Rhipidoglossen — *Haliotis, Astralium, Zizyphinus* und *Gibbula.*

2. Der Kopf ist mehr oder weniger ausgezogen oval, konisch oder zylindrisch, mit Spitzenstück und einem vom Verbindungsstück in die Längsachse hineinragenden kurzen Stäbchen, an dessen vorderem Ende zuweilen ein Zentralkörperkörnchen nachzuweisen ist. Ein aus einer quergestellten Reihe kugeliger Körnchen gebildetes Nebenkernorgan ist nicht vorhanden, wie bei der ersten Gruppe, sondern statt dessen am Schwanze ein Verbindungsstück, welches aus einer zylindrischen Hülle besteht und am Schwanz mehr oder weniger weit nach hinten reicht. An seinem vorderen und hinteren Ende findet sich je ein quergestellter Zentralkörperring. Das Hauptstück des Schwanzes stellt einen verschieden langen Faden dar, an dem kein abgesetztes Endstück nachzuweisen ist.

Hierher gehören die Spermien der Vermetiden, Eulimiden, Cypraeiden, Naticiden, Scalariiden, Bythiniiden, Aporrhaiden, Turritelliden, Paludiniiden (mit spiralig gewundenem Kopf) und auffälligerweise Ancyliden. Auffällig sind Doppelspermien von Turritellen, deren Köpfe in Symmetriestellung zusammenhaften.

3. Kopf lang und schmal, zylindrisch oder selbst fadenförmig, mit mehr oder weniger deutlich abgesetztem Spitzenstück und einem den ganzen Kopf bis zu diesem Stücke zentral durchsetzenden, geraden, aber nach Anschwellung des Kopfes sich spiralig windenden Faden und dünner, blasser Hülle, die zuweilen so schwach ist, dass der ganze Kopf nur als ein Faden erscheint. Das Verbindungsstück ist zylindrisch, oft ziemlich kurz, zuweilen etwas länger oder sogar lang, mit einem Zentralkörperring an jedem Ende. Das Hauptstück ist fadenförmig, von verschiedener Länge bei den einzelnen Familien. Kein abgesetztes Endstück.

Hierher gehören die Lamellariiden (*Velutina*), Muriciden, Purpuriden Fasciolariiden (*Fusus*), Bucciniden, Coniden, Neritiden, Littoriniden, Rissoiden, Cyclostomatiden.

Die vierte Gruppe umfasst nur Opisthobranchien und Pulmonaten.

Retzius meint, dass man bisher die Familien der zweiten und dritten Gruppe zu eng zusammengestellt habe und dass eine Familie wie die Neritiden mehr für sich stehen solle.

Die wurmförmigen Spermien fand er bei *Aporrhais pes pelecani, Turritella terebra, Neritina fluviatilis, Murex trunculus, Fusus despectus, Buccinum undatum, Cassidaria echinophora.* Er vermisste sie bei *Vermetus, Cypraea europaea* und *Conus mediterraneus*, wiewohl sie von anderen Vertretern beobachtet worden sind (s. o). Am auffallendsten ist in der Liste *Neritina*, bei der sie bisher nicht bekannt waren. Hier zeichnen sie sich auch durch ihre Form aus: sie sind rein fadenförmig.

Digitized by Google

Über die Bedeutung dieser Spermien vermag auch er nichts auszusagen.

Wie man sieht, sind die gründlichen Untersuchungen bisher doch zu wenig ausgedehnt, als dass man schon an eine Verwendung im System denken könnte. Wie mir scheint, finden sich die wurmförmigen bei Tieren, die erst in jüngerer Zeit ins Süsswasser oder ins Meer zurückgewandert sind; ihnen fehlt das Training des Landlebens.

Das Coelom.

Man könnte daran denken, dem Coelom taxonomischen Wert zuzusprechen, wenn Hallers neueste Angaben*) sich bestätigen und erweitern sollten.

Bekanntlich steht Haller in seinen Ansichten über das Coelom der Mollusken in mehrfacher Hinsicht auf einem isolierten Standpunkte, insofern er bei manchen niederen Formen einer besonderen Leibeshöhle mit zusammenhängendem Epithel eine weit grössere Ausdehnung zugesteht, als gemeinhin angenommen wird.

Bei den Dictocardien, Docoglossen und Rhipidoglossen (vermutlich mit Ausnahme von *Haliotis*) ist ursprünglich ein bilateral-symmetrisches Coelom vorhanden bei *Cemoria*. Bei den übrigen bildet sich das linke zurück und nur das rechte dehnt sich gewaltig aus, so dass es als Nephrogonocoelom die sämtlichen Zwischenräume zwischen den Eingeweiden als ein kompliziertes Labyrinth ausfüllt. Es behält bei *Fissurella* vorübergehend in der Ontogenie, bei monobranchen Docoglossen dauernd den Zusammenhang mit dem Pericard, der bei den Cyclobranchen wegfällt. Bei der Ausbildung eines sekundären Gonocöloms zur Gonade bleibt bei den Fissurellen der Zusammenhang gewahrt als differenzierter Geschlechtsgang, bei Docoglossen fällt er weg. Hier öffnet sich schliesslich die Gonade in das primäre Gonocöl, das vom Nephrocöl sich nicht scheidet, sondern nur einen Teil davon vorstellt. Unklar bleibt dabei, wie weit bei diesem Nephrocöl die excretorische Funktion sich erstreckt. Jedenfalls soll bei höheren Formen eine Rückbildung und Einschränkung dieses grossen Gononephrocöls deshalb eintreten, weil die lacunären Spalträume, die es umgeben, sich zu grösseren Venen umbilden.

Die Schmarotzer.

In der Auffassung der Echinodermenschmarotzer bin ich oben Schiemenz' Darstellung gefolgt. Sie hat inzwischen Abänderung und Erweiterung erfahren. E. A. Smith**) hat uns noch mit einem neuen be-

*) B. Haller, Über das Nephrogonocoelom von *Fissurella*, *Nacella* und *Chiton*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XLI. 1906. S. 159—184. 2 T. 6 Textfig.

**) E. A. Smith, Description of a new genus of parasitic molluss. Ann. and mag. nat. hist. 1889. p. 270—271.

Digitized by Google

schalten Ektoparasiten bekannt gemacht, der auf einem Seeigel von Mauritius lebt: *Robillardia*, mit niedergedrückt kugeliger Schale von fünf Umgängen. *Robillardia* ist vivipar. Voigt, der eine zweite *Entocolax*-Art, *E. Schiemenzi*, aus *Chiridota Pisanii*, beschreibt*), geht in der Ableitung nicht, wie Schiemenz, von *Thyca*, sondern von *Stilifer* aus und kommt, wie Kükenthal, zu dem Ergebnis, dass das ursprüngliche Befestigungswerkzeug nicht die Fussdrüse sein könne. Wichtig ist die Entdeckung einer anderen Form, *Entosiphon deimatis*, die Köhler und Vaney**) in der Holothurie *Deima Blakei* fanden. Sie überbrückt ein wenig die Kluft zwischen den Schlauchschnecken und den Schmarotzern mit typischer Schale. Am Scheinmantel befindet sich noch eine rudimentäre Schale. Der Rüssel führt in einen geschlossenen Magendarm mit verästelten Blindschläuchen über. Niere, Mantelhöhle, Herz und Kiemen wurden vermisst. Das Nervensystem ist stark concentriert. Das Tier ist hermaphroditisch, allerdings mit getrennter männlicher und weiblicher Gonade. Die Eier liegen in Gallerte. Die Verfasser rechnen die Form mit *Entocolax*, *Entoconcha*, *Enteroplax* zu den Eulimiden, indem *Stilifer* den ektoparisitischen Übergang vermittelt.

Einzelne andere charakteristische Familien.

Eine Gruppe, die wahrscheinlich im System zumeist nicht tief genug eingeordnet wird, dürften die Valvatiden sein. Schale und Operculum stellen vermutlich den einfachsten und ältesten aufgewundenen Typus dar, ebenso die Kieme, wenigstens die fungierende; ihr Hermaphroditismus ist altererbt. Nur das Nervensystem ist durch Konzentration auf eine hohe Stufe gehoben. Der Atemraum war vermutlich, ehe die randständigen Ktenidien entstanden, eine Lungenhöhle. Ihr Aufenthalt im Süsswasser deutet auf früheres Landleben, zumal ihre nördliche Verbreitung unter dem Schwingungskreis auf Flucht ins Wasser.

Die Neritiden sind durch ihre doppelte weibliche Geschlechtsöffnung vor allen Rhipidoglossen ausgezeichnet. Ihre Verbreitung (s. o.) weist ihnen eine ähnliche Vorgeschichte an, wie den Valvaten, vom Land ins Süsswasser, dann ins Meer.

Die Lamellariiden, wiewohl rein marin, deuten in ihrer ganzen Morphologie und Biologie eine Sonderstellung an und sind am einfachsten auch vom Lande abzuleiten (Halbnacktschnecken und Nacktschnecken. Kommensale.).

Die Melaniiden haben eine Vielseitigkeit, die kaum bei einer anderen Familie angetroffen wird, mit sehr vielen Anklängen nach den verschiedensten Seiten, die im einzelnen (s. o.) noch erst weiter zu ver-

*) W. Voigt, *Entocolax Schiemenzii* n. sp. Zool. Anz. 1901. S. 285—292

**) Koehler et Vaney, *Entosiphon deimatis* nouveau mollusque parasite d'une Holothurie abyssale. Revue suisse zool. XI. 1903. S. 23—41. 2 T.

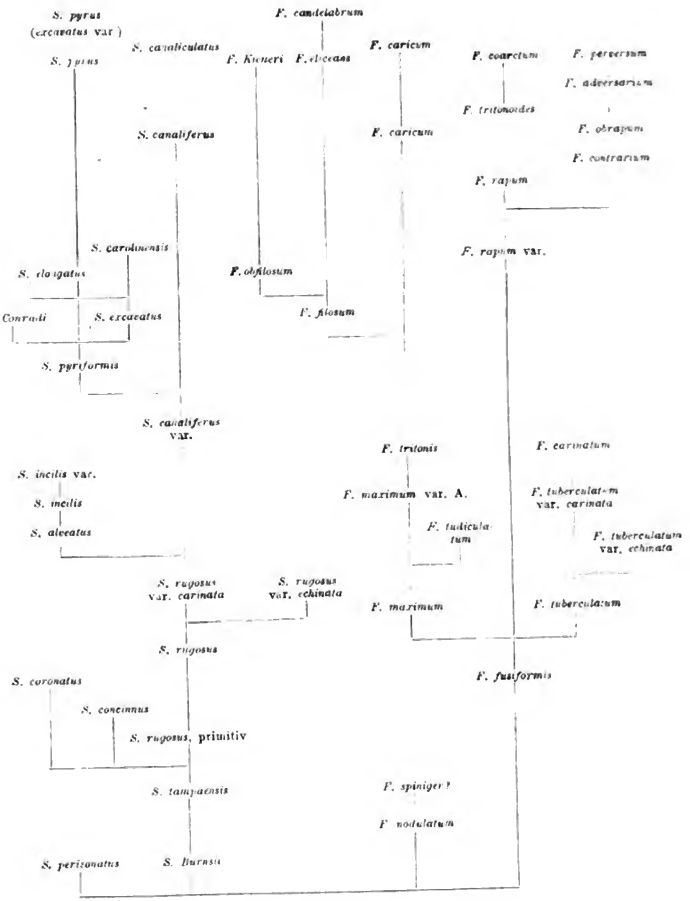
Digitized by Google

folgen sind. Sie dürften sich als eines der wichtigsten Übergangsglieder zwischen niederen und höheren Formen herausstellen.

Die Geschichte der Fusiden hat Grabau im einzelnen aufgeklärt (s. o.). Derselbe hat *Fulgur* und *Sycotypus* in ähnlicher Weise behandelt (s. o.). Sie sind in der Hauptsache auf die atlantische Küste Nordamerikas beschränkt, vom Cape Cod bis zum Golf von Mexiko, wo sie ebenso im Tertiär florierten. Diese Einengung hängt mit der Entwickelung zusammen. Das Velum, gross beim Embryo, wird abgeworfen kurz vor dem Ausschlüpfen aus der Eikapsel; die Larve schwärmt also gar nicht (Textfig. 224). Junge Embryonen zeigen eine naticoide, genabelte Protoconcha (Textfigg. 222, 223). Mit dem zweiten Umgange tritt sie in das nepionische Embryonalstadium, indem sie, meist ohne Trennungslinie, in die Form mit Sipho übergeht. Der zweite Umgang steht etwas schief zum ersten, ihn teilweise umhüllend. Nach einem halben Umgange etwa treten Zuwachsstreifen auf (ananepionisches Stadium), dazu gesellt sich eine Längsskulptur (metanepionisches Stadium). Die ersteren werden alsbald gewinkelt. An der Knickstelle entstehen Tuberkeln (paranepionisches Stadium), während die Rippen im übrigen zurückgehen; dafür kommen immer mehr kontinuale Längsleisten. Jetzt ist der Embryo reif zum Auskriechen. Damit beginnt das neanische Stadium, in welchem Längs- und Querrippen eine Gitterskulptur bilden. Es schliesst mit dem vierten oder fünften Umgange, wobei die Tuberkel an der Kante durch einen einfachen Kiel ersetzt werden. Wo sich die immer zahlreicheren Längslinien mit den Zuwachsstreifen kreuzen, entwickelt das Periostracum feine Conchinstacheln. — Durch die verschiedene Ausbildung aller einzelnen Charaktere, wozu noch fortwährend Tachygenese neue Modifikationen hinzufügt, entsteht eine Reihe fossiler und recenter Arten, die sich, zugleich in lokaler Sonderung, recht gut in einen Stammbaum ordnen lassen. Ähnlich ist es bei *Fulgur*. Hier kommen ausserdem in der Kante oder Schulterlinie, zunächst distal, grobe Dornen, die nachher weiter auf die Schale hinaufrücken. Bei anderen wird die Kante scharf gekielt, bei noch anderen verschwindet sie, und die Schale rundet sich. Dazu noch eine lokal geschiedene Serie linksgewundener Formen. An der Wurzel treffen beide Gattungen zusammen, wie der Stammbaum klar macht, wobei freilich die Abbildungen der Stadien nicht gegeben werden können.

Im wesentlichen ist der Stammbaum auf die erwachsenen, ephebischen Zustände der Schalen gegründet, und mit Recht. Ja die Darstellung Grabau's enthält in sich selbst den besten Beweis, dass die phylogenetische Rechnung mit den Embryonalschalen auf falscher Grundlage beruht. Das grosse Velum, das die Larve in der Eikapsel entwickelt, konnte nur in Anpassung an die schwimmende Lebensweise erworben sein. Diese wurde von *Sycotypus* aufgegeben, wahrscheinlich, weil

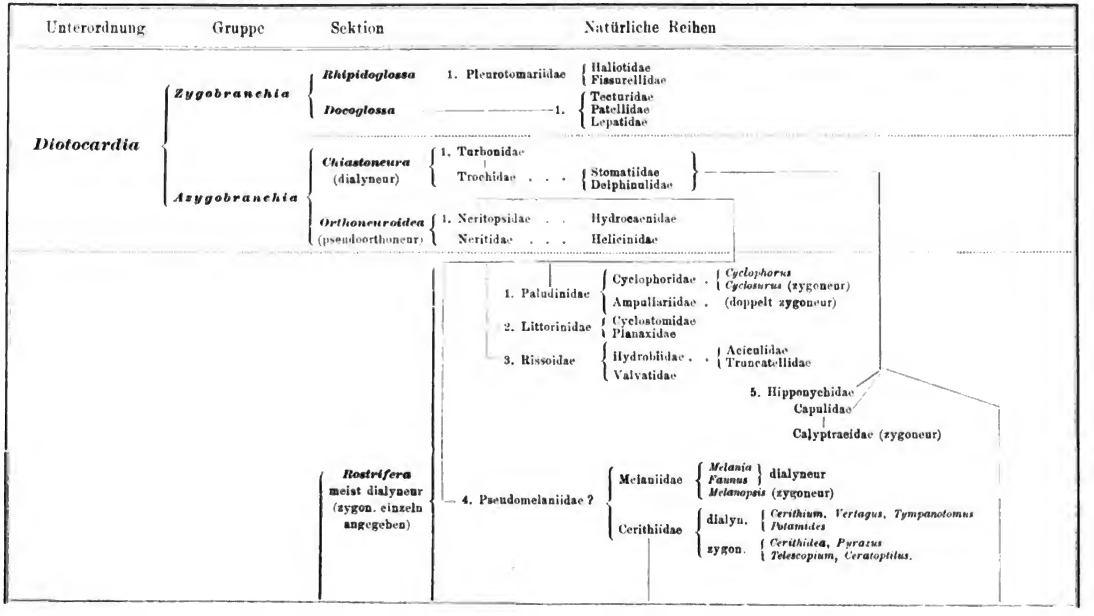
Digitized by Google



Stammbaum von *Sycotypus* und *Fulgur* (nach Grabau).

Digitized by Google

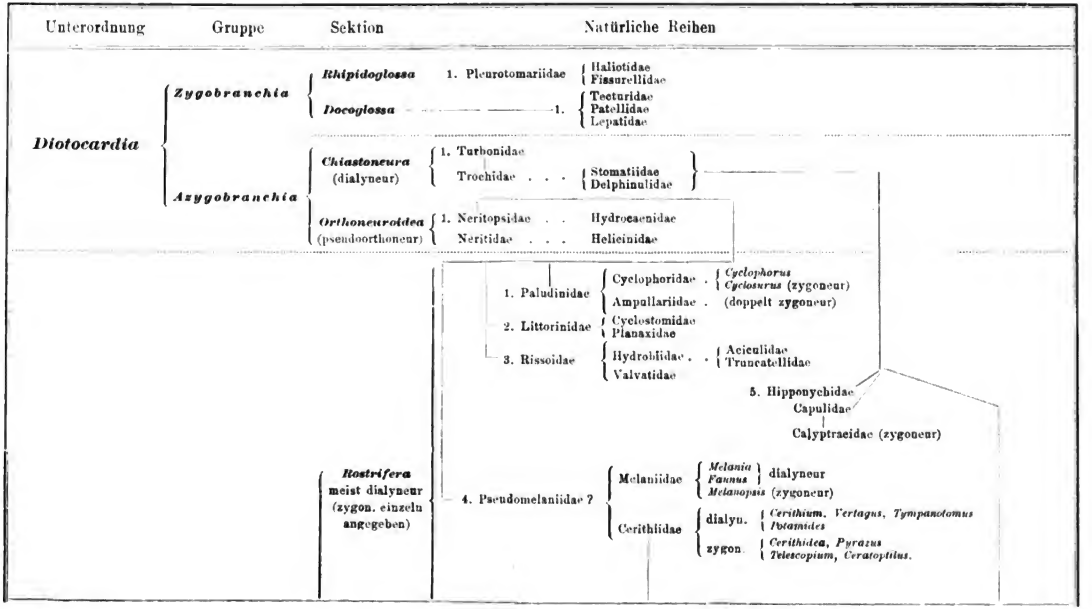
Phylogenetisches System der Prosobranchien (frei nach Bouvier).



Digitized by Google

Digitized by Google

Phylogenetisches System der Prosobranchien (frei nach Bouvier).



Digitized by Google

während der Eiszeitlage in polarer Pendulationsphase die Wärme nicht mehr für tropische Wanderung ausreichte. Gerade das vierzipflige Velum weist darauf hin, dass die Protoconcha von *Sycotypus* eine sekundär erworbene Schwimmschale oder Scaphoconcha ist, ein Grund mehr, auch so grossen Protoconchen wie bei *Voluta* diese ursprüngliche Bedeutung zuzusprechen.

Andeutungen zum System.

Am ausführlichsten hat Bouvier die gegenseitigen Beziehungen der Prosobranchien in einem Schema ausgedrückt, das ich daher umstehend mit unwesentlichen Änderungen reproduziere. Es bringt die allgemein geltenden Anschauungen gut zum Ausdruck. Wahrscheinlich hat jedoch der Untersucher des Nervensystems auf untergeordnete Einzelheiten zu viel Gewicht gelegt. Auch fehlt es ihm wohl an einheitlicher Schätzung der Merkmale, z. B. in den Kiemen und der Zungenbewaffnung.

Da es unmöglich ist, den Stammbaum im einzelnen klar zu legen, so will ich wenigstens einige Andeutungen geben, wie sich das System naturgemässer gruppieren würde.

Prorhipidoglossen (mit symmetrischer, exogastrischer Schale): Bellerophontiden.

Docoglossen (anfangs mit ebensolcher, dann mit schwach asymmetrisch aufgewundener Schale. Anfangs mit Lunge und Resten von Hermaphroditismus) . . . . . { Patelliden. / Acmäiden s. Tecturiden. / Lepetiden.

Mit wenig aufgewundener Schale . . . . . Capuliden.

Pterobranchia (Zwitter mit randständigen Kiemen und, wie die folgenden, mit gut gewundener Spiralschale . . . Valvatidae.

Rhipidoglossen { mit randständigen Kiemen . . . . . Pleurotomariiden. / Kiemen basal verlängert { Zygobranchia — Azygobranchia mit kompliziertem Geschlechtsorgan { Neritiden. / Cocculiniden.

{ Holostome Taenioglossen

Landdeckelschnecken { holostom: die meisten Cyclophoriden, Cyclostomatidae. / m. Siphobildgn.: manche Cyclophoriden, Pupinellen, Alycaeus usw.

mit Springfuss { Heteropoden. / Alaten.

Siphonostome, höhere Prosobranchien.

Testacelliden (Ptenoglossen): Janthiniden. Scalariiden.

Innerhalb der verschiedenen Gruppen kann sich das Nervensystem concentrieren und die Radula vereinfachen, was weiterhin der Gruppierung als Unterlage dienen mag. Die beste Verwertung der Einzelheiten gibt wohl Fischer, dessen System ich zum Schluss in kurzer Übersicht anfüge, bei der Einteilung der Taenioglossen (s. o.).

Digitized by Google

Systematische Aufzählung.

Um wenigstens eine Übersicht des Materials zu geben, halte ich mich im folgenden an das Werk, das unter den modernen am weitesten durchgeführt ist, d. h. an Tryon und Pilsbry, mit einigen Ergänzungen. Für die Landdeckelschnecken, wenigstens die Cyclophoriden im weiteren Sinne, ist Kobelts Übersicht im Tierreich zugrunde gelegt. Hier und da ist eine Bemerkung eingefügt, über eine Familie, die neuerdings durchgearbeitet wurde. Schwierigkeiten bestehen indes verschiedene. Die fossilen Formen habe ich zunächst so stehen lassen, wie sie bei den amerikanischen Conchologen eingeordnet sind. Hierfür muss auf das frühere Kapitel „Verbreitung in der Zeit" zurückverwiesen werden. Sodann ist zu bedauern, dass für die Süsswasserfamilien im weiteren Sinne die genaue Durcharbeitung im Manual noch aussteht, daher hier die Structural and systematic Conchology heranzuziehen war. Ähnliches muss für die Heteropoden gelten. Endlich muss noch darauf hingewiesen werden, dass das Manual mit der Conchology nur so weit streng parallel geht, als es von Tryon bearbeitet wurde. Die letzten Bände von Pilsbry gehen vielfach ihren eigenen, abweichenden Weg, dem ich gefolgt bin. Dass die Amerikaner, so gut wie Fischer, in absteigender Ordnung verfahren, tut nichts zur Sache.

Um nicht die Liste zu sehr zu beschweren, sind die Autorennamen weggelassen, soweit es sich um Tryons Manual handelt. Bei den zugefügten Formen sind sie gegeben. Vollständigkeit soll nicht beansprucht werden. Korrektheit der Nomenklatur nach der Priorität anzustreben, lag ausser meiner Absicht, zumal hier fortwährende philologische Untersuchungen vieles zweifelhaft machen.

Klasse Gasteropoda.

Ordnung: *Prosobranchiata.*

Unterordnung: *Pectinibranchiata.*

A. *Siphonostomata.*

Fam. Muricidae.

Subfam. Muricinae. *Murex.* Operculum mit subapicalem Nucleus: *Pteronotus. Chicoreus. Rhinocantha. Homalocantha. Phyconotus.* Hierher foss. Subgen. *Pictus* Gray. *Timbellus* Gray. *Aplus* Gray. *Alyrus* Gray. Operculum purpuroid: *Cerostoma. Vitularia. Ocinebra. Urosalpinx. Eupleura. Typhis. Trophon.*

Subfam. Purpurinae: *Purpura* (Subgen.: *Purpurella. Tribulus. Thalessa. Stramonita. Trochia. Polytropa. Cronia*). *Purpuroidea. Lysis. Jopas. Vexilla* (Subgen. *Usilla*). *Ricinula* (Subgen. *Sistrum*). *Monoceros. Pseudoliva* (*Pseudoliva* s. s., *Sykanocochlis*, *Macron* nach

Digitized by Google

Melville). *Chorus. Pinaxia. Concholepas. Cuma. Rapana. Rhizochilus* (Subgen. *Coralliophila, Pseudomurex, Galeropsis*). *Separatista. Melapium* (*Whitneya* cretaceisch). *Rapa. Magilus. Magilina. Nisca.*

Baker (Preliminary outline of a new classification of the Family Muricidae. In: Bull. Chicago Acad. Sc., 1895, p. 169—189) gibt eine neue Einteilung der Familie:

1. Subfam.: Muricinae: Genera *Murex* (Sg. *Murex* s. s. mit der Sektion *Haustellum; Bolinus; Chicoreus; Homalocantha; Phyllonotus; Pteronotus*), *Eupleura, Xanthochorus, Forreria, Trophon* (Sg. *Trophon* s. s., *Boreotrophon* mit Sektion *Trophonopsis; Aspella*), *Ocinebra* (Sg. *Ocinebra* mit Sektionen: *Ocinebra* s. s., *Crassilabrum; Favartia; Pterophytis*), *Vitularia, Muricidea, Urosalpinx, Typhis* (Sektionen: *Typhis, Trubatsa*).

2. Subfam.: Purpurinae: Genera *Purpura* (Sg. *Purpura; Purpurella; Tribulus; Thalessa: Stramonita: Trochia; Polytropa; Cronia; Agnewia*), *Rapana, Cymia, Vexilla, Pinaxia, Acanthina* (Sg. *Chorus*), *Pentadactylus* (Sg. *Morula*), *Concholepas.*

3. Subfam.: Coralliophilinae: Genera *Rhizochilus, Latiaxis* (Sg. *Coralliobia*), *Leptoconchus, Magilus, Rapa.*

Die früher hierher gestellten Gattungen *Pseudoliva. Melapium* und *Magilina* sind anders unterzubringen, die beiden ersten bei den Buccinidae, die letzte bei *Vermetus.*

Fam. Tritonidae.

Triton (Subgen.: *Simpulum. Cymatium. Gutturnium. Epidromus. Priona*). *Distorsio. Ranella* (Subgen.: *Lampas. Argobuccinum*). Dazu fossil: *Ranellina. Personella. Tritonopsis. Trachytriton.*

Fam. Fusidae.

Subfam. Fusinae: *Fusus* (Subgen.: *Sinistralia*). *Afer. Clavella. Buccinofusus.* Fossil: *Exilifusus. Turrispira. Priscofusus. Scalaspira. Suessonia* Cossm. *Latirofusus* Cossm. *Streptochetus* Cossm. (Sect. *Pseudolatirus* Cossm.).

Subfam. Fasciolariinae: *Fasciolaria.* Fossil: *Terebrispira. Mesorhytis. Cryptorhytis. Lyrosoma. Fasciolina. Cordieria.*

Subfam. Ptychatractinae: *Ptychatractus. Meyeria.*

Subfam. Peristerniinae: *Peristernia. Latirus. Leucozonia.*

Fam. Buccinidae.

Subfam. Melongeninae: *Melongena. Hemifusus.* Fossil: *Bulbifusus. Cornulina. Leiostoma.* Fossil: *Solenosteira* Dall.

Subfam. Neptuniinae: *Neptunea. Volutopsis* (Subgen.: *Heliotropis*). *Sipho* (Subgen.: *Mohnia.* Foss. Sect.: *Tortisipho* Cossm. *Coptochesus* Cossm.). *Siphonalia* (Subgen. *Austrofusus*). *Fulgur* (Subgen. *Taphon. Sycotypus*). *Streptosiphon. Tudicla.* Foss. *Fusispira. Closteriscus. Pa-*

Digitized by Google

lacatractus. Pyrifusus. Hercorhyncus. Lirofusus. Strepsidura. Papillina. Perissolax. Tortifusus. Pyropsis. Clarifusus.

Subfam. Pisaniinae: *Pisania. Euthria. Metula. Cantharus.* Foss. *Cantharulus. Metulella. Levibuccinum. Agasoma.*

Subfam. Buccininae: *Buccinum* (Foss. Sect. *Cyrtochesus* Cossm.). *Neobuccinum. Buccinopsis. Volutharpa. Chlanidota. Cominella* (Subgen. *Josepha*). *Clea* (Subgen. *Canidea*). Foss. *Eripachya. Pseudobuccinum. Odontobasis. Extracheliza. Brachysphingus. Lacinina. Heydenia.*

Subfam. Eburninae: *Eburnia* (Subgen. *Zemira*). *Macron.*

Subfam. Photinae: *Phos. Nassaria. Cyllene.* Foss. *Buccitriton.*

Fam. Nassidae.

Northria. Truncaria. Bullia (Subgen. *Buccinanops. Pseudostrombus. Adinus*). *Nassa* (Subgen. *Arcularia. Naytia. Alectrion. Zeuxis. Aciculina. Phrontis. Hebra. Hima. Niotha. Tritia. Jlyanassa*). *Neritula. Desmoulea.* Foss. *Molopophorus. Ptychosalpinx.*

Fam. Turbinellidae.

Turbinella (Subgen. *Caricella*). *Vasum.*

Fam. Volutidae.

Cymbium. Melo. Voluta (Sect. *Voluta* s. s. *Harpula. Fulgoraria. Vespertilio. Aulica. Amoria. Alcithoe. Cymbiola. Volutella. Psepheca. Ausoba. Volutilithes. Volutoconus. Callipara. Mamillana*). *Volutolyria. Lyria* (Subgen. *Enacta*). *Microvoluta. Halia.* Foss. *Volutoderma. Volutomorpha. Rostellites. Volutifusus. Athleta. Leioderma. Ptychoris. Plecoptygma. Cryptochorda. Gosaria. Perplicaria* Dall. *Volutocorbis* Dall. *Eucymba* Dall.

Fam. Mitridae.

Mitra (Sect. *Aidone. Swainsonia. Scabricola. Cancilla. Chrysame. Strigatella. Volutomitra. Thala*). *Zierliana. Mitroidea. Dibaphus. Turricula* (Sect. *Costellaria. Pusia*) *Cylindra. Imbricaria.* Foss. *Lapparia. Fusimitra. Conomitra.*

Fam. Marginellidae.

Erato (Subgen. *Eratopsis*). *Marginella* (Sect. *Glabella. Prunum. Cryptospira. Volutella. Persicula. Gibberula. Closia.* Subgen. *Volvaria*).

Fam. Olividae.

Subfam. Olivinae: *Olivella. Oliva* (Subgen. *Lamprodoma. Callianax. Agaronia. Olivancillaria. Omogymna* v. Mart.). *Plocheluea.*

Subfam. Ancellariinae: *Monoptygma. Ancillaria* (Subgen. *Olivula. Ancolacia. Dipsaccus*).

Subfam. Harpinae: *Harpa.*

Fam. Columbellidae.

Columbella (Sect. *Columbella* s. s. *Nitidella. Alia. Mitrella. Atilia.*

Digitized by Google

Anachis. Seminella. Mitropsis. Conidea s. *Meta. Strombina.*) *Aesopus. Alcira. Engina* (Sect. *Pusiostoma*). *Columbellina. Columbellaria. Amphissa.*

Fam. Conidae.

Conus (Sect. Marmorei. Literati. Figulini. Arenati. Mures. Varii. Ammirales. Capitanei. Virgines. Dauci. Achatini. Asperi. Terebri. Bulbi. Tulipae. Texti. Foss. *Hemiconus* Cossm.)

Fam. Pleurotomidae.

Subfam. Pleurotominae: *Pleurotoma* (Subgen. *Gemmula*). *Genotia. Columbarium. Ancistrosyrinx. Drillia* (Sect. *Crassispira. Conopleura. Clavus. Brachytoma*). *Spirotropis. Bela* (Sect. *Typhlomangilia. Hadropleura. Etallonia. Epalxis* Cossm., foss. Subgen. *Belomitra*). *Gymnobela* Verrill. *Lachesis. Borsonia* (Sect. foss. *Phyctaenia* Cossm.). Foss. *Stachelochetus* Cossm. (Sect. *Apiotoma* Cossm. *Hemipleurotoma* Cossm. *Eopleurotoma* Cossm.).

Subfam. Clavatulinae: *Clavatula* (Subgen. *Perrona. Clionella. Pusionella. Surcula.* Foss. *Climura. Surculites.*)

Subfam. Mangilinae: *Mangilia* (Sect. *Mangilia* s. s. *Cythara. Cytharopsis. Glyphostoma*). *Thetidos* Hedley. *Clarathurella* (Foss. *Diatoma. Atoma*). *Daphnella* (Sect. *Raphitoma. Systenope* Cossm. foss. *Homotoma. Teres. Bellardiella. Zafra. Seminella* s. o. unter *Columbella. Thesbia. Taranis. Pleurotomella. Mitromorpha*, auch zu *Mitra* gestellt. Subgen. *Aphanitoma*). *Halia*, jetzt zu den Voluten gerechnet.

Thos. J. Casey (Notes on the Pleurotomidae with description of some new genera and species. Transact. Acad. sc. St. Louis. XIV. 1904. S. 123—170) gibt eine neue Einteilung.

Subfam. Pleurotomini: *Pleurotoma. Lophiotoma. Pleuroliria. Tomopleura* n. g. *Encheilodon. Glyptotoma* n. g. *Trypanostoma* n. g. *Cochlespiropsis* n. g. *Cochlespira. Protosurcula* n. g. *Eosurcula* n. g. *Bathytoma. Megasurcula* n. g. *Astenotoma* n. g. *Hemisurcula* n. g. *Orthosurcula* n. g. *Surcula. Pleurofusia. Tropisurcula. Surculoma* n. g. *Microsurcula* n. g. *Lyrosurcula* n. g. *Leptosurcula* n. g. Die meisten fossil.

Subfam. Clavini: *Eodrillia* n. g. foss.

Subfam. Belini: *Bela* (in sechs oder sieben Genera zerlegt). *B. pulchra* foss., aus Australien, schliesst sich mehr an die Clathurellen an.

Subfam. Pseudotomini: Foss. und meist unsicher, wie *Borsonia, Cordiera, Pseudotoma. Buscula* n. g. *Varicobela* n. g. *Fusitoma* n. g.

Subfam. Donovaniini: *Donovania.*

Subfam. Daphnellini: *Clathurella. Glyptostoma. Cithara. Daphnella. Mangelia. Raphitoma. Bellardia. Eoclathurella* n. g. *Helenella* n. g.

Digitized by Google

Subfam. Taranini: *Taranis.*

Subfam. Mitromorphini: *Mitromorpha.*

Fam. Terebridae.

Terebra (Subgen. *Euryta*).

Fam. Cancellariidae.

Cancellaria (Subgen. *Cancellaria* s. s. Sect. *Euclia.* Subgen. *Merica. Trigonostoma. Admete. Admetopsis*). Foss. *Plesiocerithium* Cossm.

Fam. Strombidae.

Subfam. Strombinae: *Strombus* (Sect. *Strombus* s. s. *Euprotomus. Monodactylus. Gallinula. Canarium. Conomurex. Oncoma.* Subgen. *Pugnellus.* Sect. *Gymnarus.* Foss. Subgen. *Pereira. Ectinochilus* Cossm.) *Pterocera* (Sect. *Pterocera* s. s. — *Heptadactylus. Millipes — Harpago.* Foss. Subgen. *Pyllocheilus. Harpagodes*). *Rostellaria* (Foss. Sect. *Mitraefusus. Amplogladius* Cossm. *Wateletia* Cossm. *Semiterebellum* Cossm. Subgen. *Rimella* — foss. *Ischnodactylus* Cossm. *Isopleura. Strombolaria. Cyclomolops.* Subgen. *Hippochrenes*, Sect. *Orthaulax. Leiorhinus. Calyptrophorus.* Subgen. *Pterodonta*). *Terebellum* (Sect. *Terebellum* s. s. Foss. *Terebellopsis. Seraphis. Mauryna*).

Subfam. Aporrhainae: *Aporrhais* (Sect. *Aporrhais* s. s. *Arrhoges.* Foss. *Goniochila. Ceratosiphon. Cyphosolenus. Tessarolax. Pterocerella. Lispodesthes. Helicaulax. Dimorphosoma. Monocyphus*). *Diartrema* (Sect. foss.: *Cyphotifer*). Foss. *Alaria* (Sect. *Alaria* s. s. *Dicroloma. Anchura.* Subgen. *Diempterus. Spinigera*).

Subfam. Struthiolariidae: *Struthiolaria* (Sect. *Struthiolaria* s. s. *Pelicaria.* Foss. *Loxotrema. Dolophanes*).

Fam. Cypraeidae.

Cypraea (Sect. *Cypraea* s. s. *Aricia* Gray ex parte. *Luponia* Gray ex parte. *Epona.* Subgen. *Trivia. Siphocypraea* Heilprin).

Fam. Pediculariidae.

Pedicularia.

Fam. Ovulidae.

Ovula (Subgen. *Cyphoma. Volva. Neosimnia. Crithe. Calpurnus.* Foss. *Transovula. Diameza. Gisortia.*

Fam. Doliidae.

Dolium (Subgen. *Doliopsis. Malea*). *Pyrula* (Subgen. foss. *Ptychosyca. Ficulopsis*). *Benthodolium* Verrill.

Fam. Oocorythidae.

Oocorys = *Benthodolium.*

Fam. Cassididae.

Cassis (Sect. *Cassis* s. s. *Levenia. Cypraecassis.* Subgen. *Semicassis.* Sect. *Semicassis* s. s. *Bezoardica. Casmaria*). *Cassidaria.* (Subgen. *Scon-*

Digitized by Google

sia Foss. *Galeodosconsia* Sacco. *Merionassa* Sacco). *Oniscia* (Sect. *Oniscia* s. s. *Oniscidia*). *Pachylathron*. Foss. *Galeodocassis* Sacco. *Echinophoria* Sacco.

B. *Heteropoda.*

Fam. Atlantidae.

Atlanta. *Oxygyrus*. Foss. *Eoatlanta* Cossm. (aus Pariser Eozän.).

Fam. Carinariidae.

Carinaria. *Cardiapoda*.

Fam. Pterotracheidae (Firolidae).

Pterotrachea. *Firoloides* (Subgen. *Cerophora*).

Fam. Pterosomidae.

Pterosoma.

C. *Holostomata.*

Fam. Naticidae.

Subfam. Naticinae: *Natica* (Subgen. *Natica* s. s. Sect. *Stigmaulax* Subgen. *Neverita*. Sect. *Neverita* s. s. *Lunatia*. *Payreaudautia*. *Mamma*. *Cepatia*. *Mamilla*. Subgen. *Ampullina*. Sect. *Ampullina* s. s. *Amaurellina*. *Megatylotus*. *Cernina*. Subgen. *Euspira*. *Amaura*. Sect. *Acrybia*. *Amauropsis*. *Pseudamaura*. *Ptychostoma*. Subgen. *Amaurella* (?). Foss. *Naticopsis*. Sect. *Isonema*. *Trachydomia*. Subgen. *Gyrodes*. *Tychonia*. *Platyostoma* (?). Sect. *Strophostylus*. *Oriostoma*). *Rumella*. *Sigaretus* (Sect. *Sigaretus* s. s. *Eunaticina*. Foss. *Amplostoma*).

Subfam. Lamellariinae: *Lamellaria* (Subgen. *Marsenina*). *Oncidiopsis*. *Caledoniella*. *Velutina* (Sect. *Limneria*. *Velutella*. *Leptonotus*. Foss. *Scaevogyra* (?). *Lyosoma* (?)).

Subfam. Vanikoridae: *Vanikoro* (Sect. *Vanikoropsis*. *Naticodon*. *Natiria*). Foss. *Palaeonarica* Kittl.

Fam. Calyptraeidae.

Subfam. Calyptraeinae: *Crucibulum*. (Sect. *Bicatikus*). *Calyptraea* (Subgen. *Galeropsis*. *Infundibulum*. *Sigapatella*). *Crepidula* (Sect. *Garnotia*. *Crypta*. *Janacus*. *Siphopatella*. *Spirocrypta*). *Galericulus* (foss.). *Capulus* (Sect. *Capulacmaea*. *Brocchia*. *Thyca*. Subgen. foss. *Metoptoma* = *Tryblidium*. *Spiricella*). *Amathina*. Foss. *Platyceras* (Sect. *Orthonychia*. *Igoceras*. *Exogyceras*).

Subfam. Hipponycinae: *Hipponyx*. *Mitrularia*. Foss. *Harthia?*

Fam. Xenophoridae.

Xenophora (Sect. *Onustus*. Foss. Subgen. *Endoptygma*). *Laciniorbis*. Foss. *Eutrochus*. *Autodetus*. *Clisospira*.

Digitized by Google

Fam. Vermetidae.

Vermetus (Subgen. *Vermetus* s. s. Sect. *Vermetus*. *Petaloconchus*. *Macrophragma*. Subgen. *Vermicularia*. *Bivonia* Monter. *Petaloconchus* Monter. *Serpulorbis* Monter. *Spiroglyphus* Monter. *Syphonium* Monter). *Siliquaria* (Sect. *Siliquaria* s. s. *Pyxipoma*. *Agathirses*). *Cryptobia*.

Fam. Turritellidae.

Turritella (Sect. *Turritella* s. s. *Haustator*. *Torcula*. *Zaria*. *Turritellopsis*. Subgen. *Mesalia*. Foss. *Arcotia*. *Lithotrochus*). *Prototoma*. *Glauconia* foss. (?). *Mathilda* (Subgen. *Gegania*).

Fam. Caecidae.

Caecum (Subgen. *Caecum* s. s. — Sect. levia, annulata, costulata, quadrilata, armata —. *Meioceras*. *Strebloceras*. *Watsonia*. *Brocchina*. *Parastrophia*). *Pseudoparastrophia* Distaso.

Fam. Eulimidae.

Eulima (Subgen. *Subularia* — Sekt. *Haliella* —. *Bacula*. *Apicalia*. *Mucronalia*. *Sebua*. *Styliferina*. *Lambertia*. *Amaurella*. Foss. *Eulimopsis*. *Jopsis*). *Scalenostoma* (Subgen. *Subeulima*). *Niso* (Sect. *Volusia*. Foss. *Palaeoniso*). *Menon* Hedley. *Hoplopteron*. *Stylifer* (Subgen. *Cythnia*. Foss. *Plicifer*). *Robillardia* E. A. Smith. *Entosiphon* Koehler et Vaney. *Entocolax* Voigt. *Enteroxenos* Bonnevie. *Entoconcha*. Foss. *Euchrysalis* (Subgen. *Mitchellia*). *Macrocheilus* (Subgen. *Pasithea*). *Bourguetia*. *Loxonema*. *Strobeus*. *Orthonema*. *Riganxia*. *Climacina*. *Subulites*. *Fusispira*. *Chemnitzia* (Sect. *Chemnitzia* s. s. *Pseudomelania*. *Oonia*. *Microschiza*. *Bayania*).

Fam. Pyramidellidae.

Pyramidella (Subgen. *Pyramidella* s. s. — Sect. *Lonchaeus*. *Triptychus*. *Amoura*. *Tiberia* —. *Otopleura*. *Syrnola* — Sect. *Agatha*. *Amathis*. *Oscilla*. *Orina*. *Elusa* —. *Chrysallida* — Sect. *Mormula*. *Styloptygma* —. *Actaeopyramis* — Sect. *Mumiola*. *Careliopsis*). *Syrnolopsis*. Foss. *Nerinaea* (Sect. *Nerinaea* s. s. *Nerinella*. *Trochalia*. *Ptygmatis*. Subgen. *Halloysia*. *Cryptoplocus*. *Aptyxis*). *Soleniscus* (?).

Fam. Turbonillidae.

Turbonilla (Sect. *Tragula*. *Trabecula*. *Pyrgiscus*. *Pyrgolidium*. *Pyrgostelis*. *Pyrgostylus*. Subgen. *Dunkeria*). *Lia* (?). *Murchisoniella*. *Vanesia*. *Eulimella* (Sect. *Baudonia*. *Oceanida*. *Liostoma*. *Microbeliscus*. *Stylopsis*. Subgen. *Menestho*). *Odostomia* (Sect. *Odostomia* s. s. *Megastomia*. *Ondina*. *Doliella*. *Auristomia*. *Evalia*. *Polyspirella*. *Pyrgulina*. *Odostomiella*. *Elodia*. *Spiroclimax*. *Miralda*).

Fam. Solariidae.

Subfam. Solariinae: *Solarium* (Subgen. *Solarium* s. s. *Philippia*). *Plastyschisma* (foss.). *Fluxina*.

Digitized by Google

Subfam. Toriniinae: *Torinia* (Subgen. *Torinia* s. s. *Pseudomalaxis. Episcynia. Climacopoma*). *Omalaxis.*

Subfam. Euomphalinae (foss.): *Ophileta. Euomphalus. Schizostoma. Eccyliomphalus.*

Fam. Janthinidae.

Janthina (Sect. *Jodes. Achates. Janthina* s. s. *Amethistina. Jodina*). *Recluzia.* Foss. *Scalites* (Subgen. *Raphistoma. Holopea*)

Fam. Trichotropidae.

Trichotropis (Sect. *Trichotropis* s. s. *Ariadna. Iphinoe.* Subgen. *Aloxa* Foss. *Gyrotropsis. Separatista?*). *Torellia. Seguenzia. Sirius* Hedley.

Fam. Scalariidae (Scalidae).

Scalaria (Sect. *Scalaria* s. s. *Clathrus. Opalia. Amaea. Cirsotrema. Acirsa. Acrilla.* Subgen. *Constantia. Crosseia.* Foss. *Nodiscala* de Boury. *Punctiscala* de Boury. *Turriscala* de Boury. *Clathroscala* de Boury. *Hyaloscala* de Boury. *Hemicirsa* de Boury). *Scaliola. Funis. Eglisia. Aclis.* (Sect. *Aclis* s. s. *Hemiaclis. Graphis. Pherusa. Jolaea. Actaeonema*). *Stilbe. Holopella.* Foss. *Elasmonema?*

Fam. Cerithiidae.

Cerithium (Subgen. *Cerithium* s. s. — *Colina. Liocerithium* —. *Stilus.* Foss. *Cerithioderma. Brachytrema? Vertagus. Campanile. Bezanconia. Bellardia. Cerithinella. Pseudocerithium. Tomochilus.* Foss. *Mellavillia* Cossm. *Trypanaxis* Cossm.). *Fastigiella. Bittium* (*Cerithidium*). *Ceratoptilus* Bouvier. *Potamides* (Subgen. *Tympanotonos. Pyrazus. Pyrazinisus. Terebralia — Gourmya. Telescopium. Vicuria* foss. *Pirenella. Cerithidea — Aphanistylus. Lampania.* Foss. *Granolabium* Cossm. *Tylochilus* Cossm. *Escoffieria. Contumax* Hedley. Foss. *Sandbergeria? Diastoma. Mesostoma. Exelissa. Pterostoma. Cerithiopsis* (*Metaxia. Seila. Lovenella.* Subgen. *Laeocochlis*). *Cerithella* (*Tubifer* foss. *Fibula*). *Eustoma* foss. *Triforis* (*Triforis* s. s. *Ino. Mastonia. Viciola. Sychar*).

Fam. Melaniidae.

Paludomus (*Philopotamis. Tanalia. Stomatodon*). *Melania* (*Melanella. Acrostoma. Pachychilus. Aylacostoma. Sulcospira. Nigritella. Melanoides. Melania* s. s. *Striatella. Plotia. Plotiopsis. Tiara. Tiaropsis. Tarebia. Sermyla. Oncomelania*). *Ptychostylus* foss. *Doryssa. Claviger. Tiphobia. Hemisinus. Melanopsis* (*Cantkidomus. Lyrcaea. Melanoptycha* foss.) *Smendovia* foss. *Stomatopsis* foss. *Faunus. Melanatria* (*Pirenopsis*).

Die Berücksichtigung moderner Einteilungen, wie sie u. a. von P. und Fr. Sarasin vorgeschlagen wurden, erscheint deshalb untunlich, weil nicht das ganze Material verarbeitet wurde.

Digitized by Google

Fam. Strepomatidae.

Io. Angitrema (*Lithasia. Strephobasis. Pleurocera*). *Goniobasis* (*Eurycaelon*). *Pyrgulifera* foss. *Cassiopella* foss. *Schizostoma. Anculosa* (*Mudalia*).

Fam. Littorinidae.

Littorina (*Littorina* s. s. *Melarapta. Neritoides. Lamellilittorina. Laevilittorina. Pellilittorina. Aquilonaria*). Foss *Portlockia? Rhabdopleura? Cremoconchus — Tectarius* (*Brachytrema?*). *Purpurina* foss. *Modulus. Risella* (Subgen. *Peasiella. Plesiotrochus. Limnotrochus. Cyclocheila* foss.?). *Lacuna* (*Lacuna* s. s. *Epheria. Meloria. Hersilia. Lacunaria. Haloconcha. Megalomphalus. Stenotis. Cithna.* Subgen. foss. *Lacunella. Spironema*).

Fam. Fossaridae.

Fossarus (*Phasianema. Isapis. Couthouyia. Conradia. Gottoina. Tuba.* Subgen. *Fossariopsis* (foss.). *Raulinia. Iphitus*). *Fossarina. Atresius.*

Fam. Planaxidae.

Subfam. Planaxinae: *Planaxis* (*Hinea.* Subgen. *Quadrasia. Quoyia. Holcostoma*).

Subfam. Litiopinae: *Litiope* (Subgen. *Alaba. Diala. Styliferina?*).

Fam. Giraudidae.

Giraudia. Reymondia. Beide im Tanganjika.

Fam. Rissoidae.

Rissoia (Subgen. *Rissoia* s. s. — *Apicularia. Rissostomia. Persephona. Schwartzia. Zippora. Turbella. Mohrensternia?* foss. *Manzonia. Folinia — Sabanaea — Corena. Amphithalamus. Modulus. Anabathron. Pelecydium. Hemistomia —. Cingula — Cingula* s. s. *Onoba. Ceratia. Hyala. Plagiostyla. Setia —. Rissopsis. Alvania — Acinopsis. Nevillia. Alvinia. Thapsiella. Massonia. Actonia —*). *Rissoina* (*Schwartziella. Zebinella. Morchiella. Zebina. Pyramidelloides. Stossichia* foss. Subgen. *Eatoniella). Barleia. Keilostoma* foss. *Fairbankia. Iravadia. Fenella. Putilla. Skenella.*

Subfam. Bythiniinae: *Bythinia* (*Tylopoma. Gabbia*). *Stenothyra* (foss. *Nematurella. Euchilus*).

Subfam. Hydrobiinae: *Littorinella. Hydrobia. Emmericia* (*Tournouëria. Staliola. Nystia* foss.). *Bithynella* (*Stimpsonia. Vitrella. Moitessieria. Lhotelleria. Paulia. Belgrandia. Micropyrgus. Paludestrina*). *Albertisia. Mohrensternia* foss. *Potamaclis* foss. *Tricula* (*Pachydrobia*). *Pyrgula* (*Diana*). *Paladilhia. Lartetia. Bugesia. Baikalia* (*Liobaikalia. Godlewskia. Trachybaikalia. Tryonia. Dybowskia*). *Potamopyrgus. Pyrgidium* (foss. *Prosostenia. Fossarulus*). *Amnicola. Stiva* Hedley. Foss. *Toxosoma. Liosoma. Baglivia* Brus.

Digitized by Google

Subfam. Lithoglyphinae: *Lithoglyphus* (*Benedictia. Jullienia*). *Gillia. Somatogyrus. Fluminicola. Cochliopia. Lacunopsis* (*Spekia*).

Subfam. Pomatiopsinae: *Pomatiopsis.*

Fam. Assimineidae.

Assiminea (*Paludinella. Acmella. Hydrocaena*, nach der Radula zu den Heliciniden. *Laguncula*).

Fam. Valvatidae.

Valvata (*Gyrorbis. Tropidina. Lyogyrus*). *Orygoceras?*

Fam. Paludinidae.

Paludina (*Paludina* s. s. *Melantho. Tulotoma. Margarya. Neothauma. Tanganyicia. Mekongia*). *Larina. Cleopatra. Lioplax* (*Lioplacodes* foss.). *Lyrodes* Doering. *Tiphobia?* (s. o. Melaniidae).

Fam. Ampullariidae.

Ampullaria (*Saulea. Pomus. Pomella*). *Asolene. Lanistes. Marisa.*

Fam. Truncatellidae.

Truncatella (*Taheitea. Cecina*). *Geomelania* (*Blandiella. Chittia*). *Renea. Tomichia. Blanfordia. Acicula* (bei Fischer als besondere Familie Aciculidae). *Coxiella* E. A. Smith.

Fam. Cyclophoridae (nach Kobelt. Das Tierreich).

Subfam. Cyclophorinae:

A. Cyclophoreae: *Leptopoma* (Subgen. *Leptopoma* s. s. *Leucoptychia. Trocholeptopoma. Entochilus*). *Japonia* (Subgen. *Lagochilus. Japonia* s. s. *Cytora. Mylicotrochus*). *Craspedotropis. Leptopomoides. Micraulax. Ditropis* (Subgen. *Ditropis* s. s. *Ditropopsis*). *Cyclosurus. Ptychopoma. Crossopoma. Myxostoma. Scabrina. Theobaldius. Cyclophorus* (Subgen. *Litostylus. Glossostylus. Salpingophorus. Cyclophorus* s. s. *Cyclohelix. Cricophorus. Maizania. Papuocyclus*). *Ostodes. Aulopoma.*

B. Pterocycleae: *Spirostoma. Pterocyclus. Pearsonia* (Subgen. *Pearsonia* s. s. *Pseudospiraculum*). *Rhiostoma.*

C. Cycloteae: *Platyraphe. Cyclotus* (Subgen. *Pseudocyclophorus. Cyclotus* s. s. *Procyclotus. Siphonocyclotus. Aulacopoma. Opisthoporus*).

D. Cyathopomateae: *Cyathopoma* (Subgen. *Cyathopoma* s. s. *Jerdonia. Pseudojerdonia*). *Myophoma. Chondrocyclus.*

Subfam. Neocyclotinae:

A. Neocycloteae: *Neocyclotus* (Subgen. *Neocyclotus* s. s. *Plectocyclotus*).

B. Amphicycloteae: *Amphicyclotus. Buckleyia. Cyrtotoma. Crocidopoma.*

Digitized by Google

C. Megalostomateae: *Megalostoma* (Subgen. *Neopupina. Farcimen. Megalostoma* s. s.). *Tomocyclus.*

Subfam. Pupininae:

A. Pupinelleae: *Pseudopomatias. Raphaulus. Streptaulus. Schistoloma. Tortulosa* (Subgen. *Eucataulus. Tortulosa* s. s.). *Pollicaria. Pupinella.* (Subgen. *Pupinella* s. s. *Pupinopsis*). *Bellardiella. Hedleya.*

B. Pupineae: *Pupina* (Subgen. *Pupina* s. s. *Tylotorchus. Siphonostyla*). *Hargravesia. Moulinsia. Porocallia. Callianella.*

Subfam. Alycaeinae: *Dioryx. Alycaeus* (Subgen. *Alycaeus* s. s. *Chamalycaeus. Dicharax. Metalycaeus*).

Subfam. Diplommatininae: *Helicomorpha. Nicida. Arinia* (Subgen. *Arinia* s. s. *Leucarinia*). *Palaina* (Subgen. *Palaina* s. s. *Cylindropalaina. Macropalaina*). *Opisthostoma* (Subgen. *Opisthostoma* s. s. *Plectostoma. Geothamna*). *Diancta* (Subgen. *Diancta* s. s. *Paradiancta*). *Anostomella. Hungerfordia. Diplommatina* (Subgen. *Diplommatina* s. s. *Metadiancta. Pseudopalaina. Sinica. Moussonia. Diploptychia*). *Adelopoma. Gastroptychia. Clostophis.*

Subfam. Craspedopomatinae: *Craspedopoma.*

Subfam. Cochlostomatinae: *Cochlostoma* (Subgen. *Cochlostoma* s. s. *Obscurella. Personatus. Auritus. Holcopoma. Titanopoma*).

Fam. Cyclostomatidae (nach Fischer).

Cyclostoma (*Cyclostomus. Leonia. Tropidophora. Ligatella. Rochebrunia. Georgia. Otopoma. Lithidion. Revoilia*). *Cyclotopsis. Bembridgia* foss. *Palaeocyclotus* foss. *Choanopoma* (*Licina. Jamaicia. Ctenopoma.* Subgen. *Diplopoma. Adamsiella*). *Cistula* (Subgen. *Chondropoma. Tudora*). *Omphalotropis* (*Realia. Atropis. Japonia* — s. o. unter Cyclophoridae — *Scalinella. Cyclomorpha*). *Hainesia* (*Docrystoma*). *Acroptychia.*

Fam. Jeffreysiidae.

Jeffreysia (Subgen. *Tatea, Dardania*).

Fam. Skeneidae.

Skenea.

Fam. Choristidae.

Choristes.

Fam. Homalogyridae.

Homalogyra.

Unterordnung: *Scutibranchiata.*

A. ***Podophthalma.***

Fam. Proserpinidae (nach Fischer).

Proserpina (Subgen. *Proserpinella. Cyane*).

Digitized by Google

Fam. Helicinidae (nach Fischer).

Helicina (*Helicina* s. s. *Oligyra*, *Pachystoma*. *Idesa*. *Emoda*. *Geophorus*. Subgen. *Paenia?* *Alcadia*. *Perenna*. *Schasichila*. *Hendeia*). *Eutrochatella* (*Eutrochatella* s. s., *Viana*. Subgen. *Lucidella*. *Prosopis*). *Stoastoma* (*Stoastoma* s. s. *Lewisia*. *Wilkinsonia*. *Fadyenia*. *Petitia*. *Lindsleya*. *Blandia*). *Bourcieria*. *Dawsoniella* foss? *Calybium* Morlet.

Fam. Hydrocaenidae (nach Fischer).

Hydrocaena (Subgen. *Georissa*).

Fam. Neritidae.

Nerita (*Nerita* s. s.. *Peloronta*. *Pila*. *Odontostoma*. Subgen. *Lissochilus*. *Otostoma*). *Deshayesia* foss. *Neritina* (*Neritina* s. s., *Puperita*, *Neritodryas*. *Theodoxus*. *Neritodonta*. *Neritilla*. *Stanleya*. *Clypeolum*. *Neritona*. Subgen. *Clithon*. *Neritopteron*. *Dostia*). *Velates* foss. (*Velatella*. Subgen. *Tomostoma*). *Neritoma* foss. (Subgen. *Neridomus*. *Oncochilus*). *Dejanira* foss. *Navicella* (*Cimber*. *Paria*. *Stenopoma*. *Elara*). *Pileolus* foss. (Subgen. *Gargania*).

Fam. Cocculinidae.

Cocculina.

Fam. Titiscaniidae.

Titiscania.

Fam. Maclureidae foss.

Maclurea. *Neritopsis*. *Naticopsis* (Subgen. *Trachydomia*).

Fam. Adeorbiidae.

Adeorbis. *Archytaea* (Subgen. *Pseudorbis*). *Cyclostrema* (*Cyclostrema* s. s. *Tubiola*. *Daronia*. Subgen. *Tharsis*. *Ganesa*). *Vitrinella*. *Teinostoma* (*Calceolina*. Subgen. *Pseudorotella*. *Discopsis*. *Leucorhynchia*. *Microtheca?* *Morchia?* *Cirsonella?* *Hapochlias?* *Cynisca?*)

Fam. Liotiidae.

Liotia (*Arene*. Subgen. *Liotina*. *Scaevola?* foss.) *Craspedostoma*. *Crossostoma?* foss.

Fam. Turbinidae.

Subfam. Phasianellinae: *Phasianella* (Subgen. *Phasianella* s. s. *Tricolia*. *Chromotis*. *Eucosmia*. *Orthomesus*). *Alcyna*. Foss. *Aizyella* Cossm.

Subfam. Turbininae: *Turbo* (Subgen. *Turbo* s. s. — *Senectus*. *Batillus* —. *Callopoma*. *Ninella*. *Modella*. *Ocana*. *Marmorostoma*. *Sarmaticus*. *Prisogaster*). *Astralium* (Subgen. *Imperator*. *Guildfordia*. *Bolma*. *Cyclocantha*. *Uvanilla*. *Cookia*. *Pomaulax*). *Leptothyra* (*Collonia*).

Hierher bringt Tryon die fossilen Gattungen: *Turbonillina*. *Partlockia*. *Acclisina*. *Pithodea?* *Turbonillopsis*. *Turbonitella*. *Rhabdopleura*. *Oncospira*. *Hamusina*. *Platyacra*.

Digitized by Google

Fam. Trochidae.

Subfam. Trochininae: *Trochus* (Subgen. *Trochus* s. s. *Cardinalia. Tectus. Infundibulum — Lamprostoma. Infundibulum* s. s. *Infundibulops. Coelotrochus. Anthora. Praecia. Belangeria —. Clanculus). Monodonta* (Subgen. *Monodonta* s. s. — *Monodonta. Austrocochlea. Osilinus —. Diloma — Neodiloma. Chlorodiloma, Oxystele —). Cantharidus* (Subgen. *Cantharidus — Cantharidus* s. s. *Phasianotrochus —. Bankivia. Thalotia — Odontotrochus —). Gaza* (Subgen. *Microgaza*). *Callogaza. Bembix. Chlorostoma.* Foss. *Clisospira?*

Subfam. Gibbulinae: *Gibbula* (Subgen. *Gibbula — Gibbula* s. s. *Eurytrochus, Calliotrochus —. Monilea — Solanderia —. Aphanotrochus. Enida). Minolia. Circulus. Trochiscus. Livona. Photinula. Margarita* (Subgen. *Bathymophila*). *Solariella* (Subgen. *Turcicula*). *Calliostoma* (Subgen. *Calliostoma* s. s. *Eutrochus*). *Turcica. Basilissa. Euchelus* (Subgen. *Oliria. Perrinia*).

Subfam. Delphinulinae: *Delphinula* (Subgen. *Angarina*).

Subfam. Umboniinae: *Umbonium. Echalia. Isanda. Camitia. Umbonella. Chrysostoma.*

Hierher, bzw. in die Familie Rotellidae, stellt Tryon die fossilen Genera: *Turbina. Plocostylus. Cyclora? Anomphalus. Pitonellus. Crossostoma. Pterocheilos. Pleuratella.*

Fam. Stomatellidae.

Stomatella (Subgen. *Synaptocochlea. Niphonia*). *Phaneta. Stomatia* (Subgen. *Microtis*). *Gena* (Subgen. *Plocamotis*). *Broderipia.*

Fam. Scissurellidae.

Scissurella. Schismope.

Fam. Pleurotomariidae.

Pleurotomaria (*Perotrochus. Entemnotrochus*).

Hier fügt Tryon folgende fossile Formen ein: *Pleurotomaria* (*Ptychomphalus. Leptomaria*). *Murchisonia* (*Murchisoniella. Diootheka*). *Porcellia. Polytremaria. Catantostoma. Britonella? Odontomaria. Trochotoma. Temnotropis. Ditremaria.*

Fam. Haliotidae.

Haliotis (*Haliotis* s. s. *Padollus. Teinotis*).

Fam. Scutellinidae.

Scutellina.

Fam. Addisoniidae.

Addisonia.

B. ***Edriophthalma.***

Fam. Fissurellidae.

Subfam. Fissurellinae: *Fissurella* (*Fissurella. Cremides*).

Digitized by Google

Subfam. Fissurellidinae: *Fissurellidea. Pupillaea. Lucapina* (*Chlamydoglyphis*). *Megatebennus* (*Amblychilepas*). *Macroschisma. Lucapinella.*

Subfam. Emarginulinae: *Glyphis. Puncturella* (*Puncturella* s. s., *Cranopsis. Fissurisepta*). *Zeidora. Emarginula* (Subgen. *Emarginula* s. s. *Rimula*). *Subemarginula. Scutus.*

Fam. Acmaeidae.

Subfam. Pectinodontinae: *Pectinodonta.*

Subfam. Acmaeinae: *Acmaea. Scurria* (Subgen. *Lottia*).

Fam. Lepetidae.

Subfam. Lepetinae: *Lepeta* (Subgen. *Pilidium*). *Propilidium.*

Subfam. Lepetellinae: *Lepetella.*

Fam. Patellidae.

Subfam. Patellinae: *Patella* (Subgen. *Patella* ex parte — *Patella* s. s. *Scutellastra. Ancistromesus* —. *Helcion* — *Helcion* s. s. *Patina* —).

Subfam. Nacellinae: *Nacella* (*Nacella* s. s. *Patinella*). *Helcioniscus.*

Hierher *Bathysciadium* Dautzenb. et Fischer, auch als Vertreter einer besonderen Familie.

C. *Prorhipidoglossa.*

Fam. Bellerophontidae.

Das System nach P. Fischer.

Bei der Beliebtheit, der sich in Europa mit Recht das System von Fischer erfreut, gebe ich noch eine kurze Übersicht desselben, soweit es vom amerikanischen abweicht, und bloss im wesentlichen den Gattungen nach.

Nuclebranchiata = *Heteropoda* s. o.

Pectinibranchiata.

A. *Toxoglossa.*

1. Fam. Terebridae. *Terebra.*
2. Fam. Conidae. *Conus. Conorbis. Genotia. Pusionella. Columbarium. Clavatula. Surcula. Pleurotoma. Borsonia. Drillia. Bela. Mangilia. Halia.*
3. Fam. Cancellariidae. *Cancellaria.*

B. *Rhachiglossa.*

4. Fam. Olividae. *Oliva. Olivancillaria. Olivella. Ancilla.*
5. Fam. Harpidae. *Harpa.*
6. Fam. Marginellidae. *Marginella. Persicula. Pachybathron? Cystiscus. Microvoluta?*
7. Fam. Volutidae. *Cryptochorda. Zidona. Provocator. Wyvillea. Yetus. Voluta. Volutilithes. Lyria. Enaeta. Volutomitra.*
8. Fam. Mitridae. *Mitra. Turricula. Cylindromitra. Imbricaria.*
9. Fam. Fasciolariidae. *Fusus. Clavella. Fasciolaria. Latirus.*
10. Fam. Turbinellidae. *Turbinella. Cynodonta. Tudicla. Strepsidura. Fulgur. Melongena. Liostoma. Semifusus. Pachytractus. Meyeria.*

Digitized by Google

11. Fam. Buccinidae. *Chrysodomus. Siphonalia. Liomesus. Buccinum. Cominella. Cyllene. Tritonidea. Pisania. Euthria. Anura. Genea. Metula. Engina. Phos. Hindsia. Dipsaccus. Macron. Pseudoliva?*
12. Fam. Nassidae. *Nassa. Canidia. Dorsanum. Buccinanops. Truncaria.*
13. Fam. Columbellidae. *Columbella.*
14. Fam. Muricidae. *Trophon. Typhis. Murex. Ocinebra. Urosalpinx. Pseudomurex. Eupleura. Lachesis? Rapana. Purpura. Acanthina. Purpuroidea. Pentadactylus. Concholepas.*
15. Fam. Coralliophilidae. *Rhizochilus. Coralliophila. Leptoconchus. Magilus. Rapa.*

C. ***Taenioglossa.***

- *Taenioglossa*
  - *Siphonostomata*
    - *Canalifera*
      - Tritonidae
      - Columbellinidae
      - Cassididae
      - Doliidae
    - *Involuta* — Cypraeidae
    - *Alata*
      - Strombidae
      - Chenopodidae
      - Struthiolariidae
    - *Entomostoma*
      - Cerithiidae
      - Modulidae
      - Planaxidae
      - Nerineidae
      - Trichotropididae
  - *Holostomata*
    - *Gymnocochlides*
      - *Protopoda* — Vermetidae
      - *Discopoda*
        - *Branchifera*
          - *Entobranchia*
            - Turritellidae
            - Caecidae
            - Pseudomelaniidae
            - Melaniidae
            - Pleuroceridae
            - Littorinidae
            - Fossaridae
            - Solariidae
            - Homalogyridae
            - Skeneidae
            - Jeffreysiidae
            - Litiopidae
            - Rissoidae
            - Paludinidae
          - *Ectobranchia* — Valvatidae
        - *Dipneusta* — Ampullariidae
        - *Pulmonifera*
          - *Acrophthalma* — Assimineidae
          - *Basophthalma*
            - Cyclophoridae
            - Cyclostomidae
            - Aciculidae
            - Truncatellidae
    - *Peltocochlis*
      - *Inoperculata*
        - Capulidae
        - Hipponycidae
      - *Operculata*
        - Xenophoridae
        - Naricidae
    - *Cryptocochlides*
      - *Anaspidea* — Lamellariidae
      - *Aspidophora* — Naticidae

Digitized by Google

16. Fam. Tritonidae. *Triton. Persona. Ranella.*
17. Fam. Columbellinidae. *Columbellina. Columbellaria. Zittelia. Petersia. Alariopsis?*
18. Fam. Cassididae. *Cassis. Morio = Cassidaria. Oniscia.*
19. Fam. Dolridae. *Dolium. Pirula = Ficula = Sycotypus.*
20. Fam. Cypraeidae. *Ovula. Pedicularia. Cypraea. Erato.*
21. Fam. Strombidae. *Strombus. Pereiraea. Pterocera. Rostellaria. Mitraefusus? Pterodonta. Terebellum.*
22. Fam. Chenopodidae. *Chenopus = Ayorrhais. Diartema. Malaptera? Harpagodes? Alaria.*
23. Fam. Struthiolariidae. *Struthiolaria.*
24. Fam. Cerithiidae. *Triforis. Fastigiella. Cerithium. Bittium. Potamides. Diastoma. Sandbergeria? Mesostoma? Exelissa? Pterostoma? Cerithiopsis. Ceritella. Eustoma. Pachytrema?*
25. Fam. Modulidae. *Modulus.*
26. Fam. Planaxidae. *Planaxis. Plesiotrochus?*
27. Fam. Nerineidae, jetzt zu den Opisthobranchien gerechnet.
28. Fam. Trichotropidae. *Trichotropis. Torellia.*
29. Fam. Vermetidae. *Vermetus. Tenagodes.*
30. Fam. Turritellidae. *Turritella. Mesalia. Protoma. Glauconia? Mathilda?*
31. Fam. Caecidae s. o.
32. Fam. Pseudomelaniidae. *Pseudomelania. Loxonema. Bourguetia. Macrochilus. Soleniscus?*
33. Fam. Melaniidae. *Melania. Claviger. Semisinus. Faunus. Melanopsis. Typhobia. Paludomus. Hantkenia. Larina? Stomatopsis?*
34. Fam. Pleurocceridae. *Pleurocera. Goniobasis. Anculotus. Gyrotoma.*
35. Fam. Littorinidae. *Littorina. Rhabdopleura? Holopea? Cremnoconchus. Fossarina. Tectarium. Echinella. Risella. Lacuna. Lacunella? Spironema? Purpurina.*
36. Fam. Fossaridae. *Fossarus. Iphitus.*
37. Fam. Solariidae. *Solarium. Torinia. Fluxina. Homalaxis. Evomphalus. Platyschisma. Eccyliomphalus.*
38. Fam. Homalogyridae. *Homalogyra.*
39. Fam. Skeneiidae. *Skenea.*
40. Fam. Jeffreysiidae. *Jeffreysia.*
41. Fam. Litiopidae. *Litiopa.*
42. Fam. Rissoiidae. *Rissoia. Scaliola. Rissoina. Barleeia? Paryphostoma.*
43. Fam. Hydrobiidae. *Baikalia. Pomatiopsis. Hydrobia. Bythinella. Micropyrgus. Potamaclis. Bugesia? Syrnolopsis? Tryonia? Emmericia. Prososthenia? Benedictia. Lithoglyphus. Tanganyicia. Limnotrochus? Jullienia. Pachydrobia. Hemistomia? Potamopyrgus. Littorinida. Amnicola. Fluminicola. Bythinia. Fossarulus. Stenothyra. Briartia? Nystia.*
44. Fam. Paludinidae. *Paludina. Tylopoma. Lioplax.*
45. Fam. Valvatidae. *Valvata. Orygoceras?*
46. Fam. Ampullariidae. *Ampullaria.*
47. Fam. Assimineidae. *Assiminea.*
48. Fam. Cyclophoridae s. o.
49. Fam. Cyclostomatidae s. o.
50. Fam. Aciculidae. *Acicula. Berellaia? Albertisia?*
51. Fam. Truncatellidae. *Truncatella. Geomelania. Cecina.*
52. Fam. Hipponycidae. *Hipponyx. Mitrularia.*

Digitized by Google

53. Fam. Capulidae. *Capulus. Platyceras. Diaphorostoma. Addisonia. Crucibulum. Crepidula. Calyptraea.*
54. Fam. Xenophoridae. *Xenophora.*
55. Fam. Naricidae. *Narica = Vanicoro.*
56. Fam. Lamellariidae. *Lamellaria. Velutina. Marsenina. Oncidiopsis. Caledoniella.*
57. Fam. Naticidae. *Natica. Ampullina. Amaura. Deshayesia. Sigaretus. Ptychostoma? Thychonia? Tylostoma?*
58. Fam. Oocorythidae. *Oocorys = Benthodolium.*
59. Fam. Subulitidae. *Subulites. Fusispira. Euchrysallis.*
60. Fam. Seguenziidae. *Seguenzia.*
61. Fam. Adeorbidae. *Adeorbis. Stenotis. Megalomphalus. Trachysma?*
62. Fam. Choristidae. *Choristes.*

D. *Ptenoglossa.*

63. Fam. Janthinidae. *Janthina. Recluzia.*
64. Fam. Scalariidae. *Scalaria. Crosseia. Eglisia. Elasmonema. Holopella? Aclis. Stilbe?*

E. *Gymnoglossa.*

65. Fam. Eulimidae. *Stilifer. Eulima. Scalenostoma. Nisa. Hoplopteron.*
66. Fam. Pyramidellidae. *Pyramidella. Odostomia. Eulimella. Murchisoniella. Turbonilla.*

Scutibranchiata.

A. *Rhipidoglossa.*

67. Fam. Proserpinidae s. o.
68. Fam. Helicinidae s. o.
69. Fam. Hydrocaenidae s. o.
70. Fam. Neritidae. *Nerita. Neritina. Neritodomus. Dejanira. Septaria. Pileolus.*
71. Fam. Macluritidae. *Maclurites.*
72. Fam. Neritopsidae. *Neritopsis. Naticopsis.*
73. Fam. Turbinidae. *Phasianella. Turbo. Astralium. Horiostoma. Cyclonema. Amberleya.*
74. Fam. Trochidae. *Trochus. Clanculus. Oncospira? Lienchus. Lesperonia. Monodonta. Photinula? Gaza. Neomphalius. Isanda? Chrysostoma. Ethalia. Umbonium. Livona. Gibbula. Eumargarita. Solariella. Calliostoma. Euchelus.*
75. Fam. Delphinulidae. *Delphinula. Straparollus? Serpularia? Cirrus. Tubina. Liotia. Craspedostoma. Crossostoma. Chilocyclus. Scoliostoma. Coconochilus?*
76. Fam. Cyclostrematidae. *Cyclostrema. Tinostoma.*
77. Fam. Stomatiidae. *Stomatella. Phaneta? Gena. Broderipia. Stomatia. Microtis.*
78. Fam. Cocculinidae. *Cocculina.*
79. Fam. Velainiellidae. *Velainiella.*
80. Fam. Haliotidae. *Haliotis.*
81. Fam. Pleurotomariidae. *Scissurella. Murchisonia. Odontomaria. Polytremaria. Catantostoma. Trochotoma. Temnotropis. Porcellia. Pleurotomaria. Evomphalopterus? Phanerotinus?*

Digitized by Google

82. Fam. Bellerophontidae. *Bellerophon. Trematonotus. Cyrtolites. Stachelia?*
83. Fam. Fissurellidae. *Fissurella. Fissurellidea. Emarginula. Scutum. Zidora. Puncturella. Propilidium?*

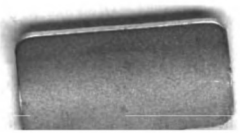
B. ***Docoglossa.***

84. Fam. Acmaeidae. *Acmaea = Tectura. Scurria.*
85. Fam. Patellidae. *Patella. Tryblidium.*
86. Fam. Lepetidae. *Lepeta.*

Berichtigung.

S. 904, Zeile 13 v. u. für „äquatoriale" lies „polare".

Digitized by Google



Digitized by Google